ISSN 0704-3716

Traduction canadienne des sciences halieutiques et aquatiques

n° 5472

Données sur le développement des clupéidés

S. G. Kryzhanovskij

Titre original : Materialy po razvitiyu sel'devykh ryb

Source : Trudy instituta morfologii zhivotnykh im. A. N. Severtsova, Fascicule 17, 1956, p. 3-5, 73-146, 253-254

Langue originale : russe

En vente à
l'Institut canadien de l'information scientifique et technique
Conseil national de recherches Canada
Ottawa (Ontario) Canada K1A 0S2

1989

180 pages dactylographiées

Secretary of State / Secrétariat d'État

90-00595/

MULTILINGUAL SERVICES DIVISION – DIVISION DES SERVICES MULTILINGUES

TRANSLATION BUREAU BUREAU DES TRADUCTIONS

LIBRARY IDENTIFICATION – FICHE SIGNALÉTIQUE

Translated from - Traduction de	Into - En
russe	français

Author - Auteur

Kryzhanovskij S. G.

Title in English or French – Titre anglais ou français

Données sur le développement des clupéidés

Title in foreign language (Transliterate foreign characters)
Titre en langue étrangère (Transcrire en caractères romains)

Materialy po razvitiyu sel'devykh ryb

Reference in foreign language (Name of book or publication) in full, transliterate foreign characters.
Référence en langue étrangère (Nom du livre ou publication), au complet, transcrire en caractères romains.

Trudy instituta morfologii zhivotnykh im. A. N. Severtsova

Reference in English or French – Référence en anglais ou français

Travaux de l'Institut "Severtsov" sur la morphologie des animaux

Publisher - Editeur	DATE OF PUBLICATION / DATE DE PUBLICATION			Page Numbers in original / Numéros des pages dans l'original
Académie des sciences de l'URSS	Year / Année	Volume	Issue No. / Numéro	3-5; 73-146; 253-54
Place of Publication / Lieu de publication				Number of typed pages / Nombre de pages dactylographiées
Moscou	1956	fasc.	17	158 + 31

Requesting Department / Ministère-Client: Pêches et Océans

Translation Bureau No. / Notre dossier nº: 3511506

Branch or Division / Direction ou Division: Communications, Publ. scientifiques

Translation (Initials) / Traducteur (Initiales): ND/AC

Person requesting / Demandé par: Madame H. A. Cameron

Your Number / Votre dossier nº:

Date of Request / Date de la demande:

Canada

SEC 5-111 (Rev. 82/11)

Department of the Secretary of State of Canada | Secrétariat d'État du Canada

MULTILINGUAL SERVICES DIVISION – DIVISION DES SERVICES MULTILINGUES

TRANSLATION BUREAU | BUREAU DES TRADUCTIONS

Client's No.–Nº du client	Department – Ministère	Division/Branch – Division/Direction	City – Ville
	Pêches et Océans	Publ. scientifiques	
Bureau No.–Nº du bureau	**Language – Langue**	**Translator (Initials) – Traducteur (Initiales)**	
3511506	russe	ND/AC	

Materialy po razvitiyu sel'devykh ryb

DONNÉES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES CLUPÉIDÉS

Par S. G. Kryzhanovskiĭ

Travaux de l'Institut SEVERTSOV sur la morphologie des animaux

Fascicule 17

LES ÉDITIONS DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Moscou 1956

SEC 5-25 (86–02)

Canada

TABLE DES MATIÈRES

Introduction*

I. Développement de l'alose de la mer Noire
II. Développement de l'alose de la Volga
III. Développement du hareng de la Baltique*
IV. Développement du hareng du Golfe de Sakhaline
V. Développement parthénogénétique du hareng de la Baltique
VI. Développement parthénogénétique des clupéidés du Golfe de Sakhaline
VII. Développement du "tioulka" de la mer Noire

---

* N.D.T. : Seulement l'introduction et le chapitre III sont traduits.

INTRODUCTION

Les poissons de l'ordre des clupéiformes - salmonidés, corégones* et clupéidés - sont plus utiles à l'homme que les poissons d'autres ordres. Très répandus dans les plans d'eau douce et les mers, formant d'immenses bancs à certaines périodes et migrant suivant un itinéraire précis, ils se prêtent mieux que d'autres espèces de poissons à l'exploitation industrielle. Ils ont également de très bonnes propriétés nutritives. C'est pourquoi l'homme attachait une grande importance à ces poissons déjà à l'étape primitive de notre civilisation; principale source de nourriture dans bien des régions de l'hémisphère Nord, ce sont peut-être ces poissons qui incitèrent l'homme à atteindre et à occuper les contrées les plus lointaines de cette partie du monde, vu qu'elles lui donnaient un moyen de subsistance. L'importance économique de cette ressource allait croissant au fur et à mesure des progrès de la civilisation et de l'augmentation de la population.

À l'heure actuelle, notre défi est non seulement d'augmenter les prises de ces poissons, mais aussi d'empêcher leur disparition et de favoriser leur reproduction. Pour ce faire, nous devons connaître à fond leur biologie, tant pour ce qui est des spécimens adultes que des spécimens à l'état embryonnaire et larvaire.

À la différence des autres poissons de l'ordre des clupéiformes, ceux de la famille des salmonidés enfouissent leurs oeufs dans le fond de l'eau afin

---

* N.D.T. : Sic. L'auteur distingue les corégones de la famille des salmonidés.

de les protéger des prédateurs. Les oeufs enfouis ne survivent que s'ils sont exposés à un courant d'eau. De telles conditions existent dans les rivières, aux endroits où le courant est fort et le fond accidenté, sablonneux et pierreux, et dans les lacs, aux points de jaillissement de sources; ce sont donc ces endroits seuls qui abritent les frayères des salmonidés. Les oeufs ne peuvent être enfouis dans les fonds marins : dans la zone de ressac, où pourtant règnent des conditions d'aération favorables, le va-et-vient des vagues les disperseraient; dans une zone protégée, en eau profonde, les oeufs périraient parce que les courants d'eau et l'air y sont rares. C'est d'ailleurs pourquoi tous les salmonidés parvenus à l'état adulte en mer accomplissent, pour frayer, de lointaines migrations qui les mènent vers les rivières et les lacs de reproduction. Les oeufs étant déposés dans des conditions optimales, leur taux de survie est élevé et ils contiennent une grande quantité de vitellus. Les oeufs de salmonidés sont très volumineux, atteignant 6 mm de diamètre. Les femelles sont peu fertiles : elles déposent en moyenne 2 000 oeufs.

La période de développement embryo-larvaire des salmonidés exige habituellement une température basse; elle est donc très longue, allant de la fin du frai à l'automne jusqu'au printemps. Comme les conditions d'aération dans les nids sont nécessairement moins bonnes qu'à la surface du fond et que, de surcroît, la concentration des oeufs rend la respiration difficile, les oeufs et les embryons de salmonidés ont développé des facultés d'adaptation qui facilitent la respiration. Les oeufs sont en effet très riches en pigment caroténoïde, et les embryons développent un système vasculaire très dense à la surface du sac vitellin. L'approvisionnement en

grandes quantités de vitellus pendant une période passablement longue libère les embryons de la nécessité de se procurer la nourriture par eux-mêmes, les rendant ainsi indépendants du milieu extérieur. Cela explique pourquoi la période embryonnaire de la vie des salmonidés est longue, comprenant plus d'étapes de développement que cela n'est le cas chez d'autres espèces de poissons dont les oeufs sont de petite taille. Les nombreux processus morphologiques qui ont lieu chez ces derniers au cours de la période larvaire - c'est-à-dire après la disparition du vitellus - se déroulent chez les salmonidés en présence du vitellus. Par conséquent, la période larvaire se limite chez les salmonidés à une étape d'alimentation mixte qui prend fin avec le passage à la période de vie d'alevin (chez d'autres espèces, après l'étape d'alimentation mixte qui survient beaucoup plus tôt et à un niveau de développement moins avancé, se succèdent encore quelques étapes larvaires de développement).

Les corégones, eux aussi, se reproduisent en eau douce seulement, soit dans les rivières et les lacs. Toutefois, à la différence des salmonidés, ils n'enfouissent pas leurs oeufs mais les déposent à la surface du fond, parmi les pierres ou sur le sable (comme les poissons lithophiles*); dans ces conditions, un grand nombre d'oeufs sont détruits par les prédateurs. Cela explique pourquoi les oeufs de corégones (ils mesurent jusqu'à 2 mm de diamètre) sont bien plus petits que ceux des salmonidés, mais les femelles comparativement bien plus fécondes (elles déposent environ 15 000 oeufs). Par contre, les conditions d'aération à la surface du fond sont nettement meilleures que dans les nids enfouis. C'est pourquoi les oeufs de corégones contiennent peu de pigments caroténoïdes, et c'est également pourquoi le

---

* N.D.T. : Traduction littérale.

système vasculaire respiratoire dont est doté le sac vitellin des embryons est moins élaboré que chez les salmonidés. La petite taille des oeufs de corégones fait que les embryons disposent de moins d'aliments endogènes (vitellus). Ainsi, la période embryonnaire se termine chez eux à un stade de développement moins avancé que chez les salmonidés, et ils commencent aussitôt à chercher leur nourriture grâce à des organes de locomotion larvaire spécialisés (pli natatoire préanal impair, etc.). La période larvaire est donc nettement plus longue chez les corégones que chez les salmonidés, et elle comporte (à la suite de l'étape d'alimentation mixte) non pas un, mais plusieurs stades de développement.

À la différence des salmonidés et des corégones, la plupart des sujets de la famille des clupéidés se reproduisent en eau de mer; très peu d'entre eux pondent leurs oeufs dans les plans d'eau douce. Chez les clupéidés, les espèces du genre Clupea sont les seules à déposer leurs oeufs sur le fond marin, où ceux-ci adhèrent aux plantes ou sur d'autres objets. Toutes les autres espèces se reproduisent aussi bien en eau de mer qu'en eau douce, et déposent des oeufs pélagiques (ils se développent dans un état de flottabilité). Les particularités et la nature du milieu écologique dans lequel sont déposés les oeufs de différentes espèces de clupéidés déterminent les traits caractéristiques de leur structure et de leur développement. Nous présentons certains de ces traits dans la description des cinq espèces de clupéidés étudiées aux pages suivantes. Parmi ces espèces, le hareng de la Baltique et le hareng du Golfe de Sakhaline déposent leurs oeufs sur le fond de la mer, où ceux-ci adhèrent aux plantes et se développent dans cet état. Deux autres espèces étudiées ici - alose du Don et alose de la Volga - se reproduisent dans les rivières; les oeufs

sont entraînés par le courant et se développent dans un état de flottabilité; s'il n'y a pas de courant, ils ne peuvent flotter et se déposent sur le fond. La dernière espèce, le "tioulka"* (Clupeonella delicatula), se reproduit dans les endroits peu salés de la mer d'Azov, dans les limans et certains lacs; oeufs pélagiques, se conservant en eau douce même s'il n'y a pas de courant. Les espèces typiques de clupéidés de mer pélagophiles** (sprat, anchois, etc.) ne sont pas étudiées dans ce travail.

Une nomenclature précise désignant les différentes périodes de développement est essentielle pour bien comprendre l'ensemble du processus de développement. Or, dans la littérature consacrée à l'embryologie, on emploie très souvent le terme "stade" qui peut désigner indifféremment une période bien définie du développement - et dont l'appellation peut être consacrée par l'usage en embryologie - et des périodes prises au hasard à n'importe quel moment du cycle de développement. Ainsi, le "stade de sac vitellin" désigne un nombre indéterminé de différents stades de développement qui commencent avec le "stade" de la fécondation des oeufs et se terminent - au hasard - par le "stade" de gastrula, le "stade" de segmentation ou par un "stade" encore plus tardif.

Outre qu'elle dénature la notion de "stade", la littérature s'efforce d'ériger les différents "stades" de développement en système de classification. Il y a ainsi : stade "prélarvaire" et stade "postlarvaire", stade de l'embryon "néoformé", stade d'alevein, etc. L'approche utilisée est

---

N.D.T. : * Autre translittération possible : "tyulka".
** Traduction littérale.

dépourvue de la plus élémentaire logique. Nous savons en effet qu'une phase déterminée du cycle de développement précède nécessairement la phase qui suit immédiatement après. Ainsi, l'utilisation du terme "prélarvaire" dans ce système de classification doit permettre, par analogie, des appellations comme "prémorula" pour le stade de deux blastomères ou "prégastrula" pour le stade de bastula; dans le même ordre d'idée, s'il est juste de dire "postlarvaire", alors l'appellation "stade postalvin" doit convenir pour les poissons adultes. Dans chaque phase du développement, nous assistons à l'élaboration de matière vivante : quelque chose se forme alors qu'en même temps rien ne se développe ailleurs dans l'organisme. Par conséquent, si nous utilisons l'appellation "alevin non formé" pour la période qui précède le stade d'alevin, nous pouvons en toute logique appeler l'alevin "adulte non formé", le stade de bastula "gastrula non formée", etc.

Cette absence de toute logique élémentaire fait que le système de classification généralement utilisé est totalement inadapté pour l'analyse des processus de développement.

Dans notre analyse du développement des harengs, nous appliquerons donc le système que nous avons déjà utilisé dans notre étude sur le développement des perches. Dans ce système, la notion de "stade" est utilisée dans son sens premier, soit pour désigner un moment déterminé du développement (par exemple, le stade de deux blastomères). Outre la notion de "stade", nous utiliserons les termes "étape" et "période" de développement. Les étapes signifient des intervalles* de développement créés par une succession de

---

* N.D.T. : Traduction littérale

différents stades de développement et se caractérisant chacun par des propriétés biologiques spécifiques (par exemple, l'étape de préparation de l'oeuf à la division, l'étape de division, etc.). Les périodes signifient des intervalles de développement bien plus longs qu'une étape, formés par une succession d'étapes de développement et se caractérisant chacun par des propriétés biologiques spécifiques (par exemple, la période de développement liée au vitellus).

Dans le développement des poissons, on distingue les périodes de vie embryonnaire, larvaire, d'alevin et de poisson adulte. La période embryonnaire comprend les étapes et les stades de développement où l'alimentation est assurée par le vitellus. Elle commence au moment de la fécondation de l'oeuf et se termine par le passage à la nourriture extérieure. Pendant cette période, on distingue chez les clupéidés huit étapes de développement, qui seront décrites plus loin.

La période larvaire comprend les étapes de développement qui commencent au moment du passage à la nourriture extérieure et se terminent par le passage au stade d'alevin où l'organisme perd les organes larvaires temporaires (comme le pli natatoire impair).

Dans ce travail, nous analysons seulement les périodes de vie embryonnaire et larvaire; les périodes ultérieures ne seront donc pas prises en considération.

Toutes les illustrations sont l'oeuvre d'E. N. Smirnova. Nous la remercions bien sincèrement de sa collaboration.

DÉVELOPPEMENT DU HARENG DE LA BALTIQUE

Clupea Harengus Membras L.

Les matériels utilisés dans notre étude du développement du hareng de la Baltique ont été rassemblés au cours de la saison de frai 1953 (printemps-été) à la ferme de pisciculture de Liu dans la Baie Pärnu. Pour nos recherches, nous avons pu nous servir des installations de l'expédition de la section estonienne de l'Institut de recherches en pisciculture et océanographie de l'URSS (VNIRO). Nous sommes reconnaissants au directeur de l'Institut, P. M. Sorokin, ainsi qu'à ses collaborateurs - notamment L. Rannak - d'avoir bien voulu nous fournir l'aide nécessaire à l'organisation des travaux.

Nous tenons également à mentionner que L. N. Lisivnenko, de la section lettone de l'Institut VNIRO, a activement collaboré aux travaux. En particulier, elle assurait les conditions d'aquarium indispensables au développement des oeufs et des embryons, et fournissait la matière première nécessaire; elle surveillat également le développement des sujets étudiés. Son travail à l'Institut consistant à étudier la distribution des larves du hareng de la Baie Pärnu et exigeant qu'elle en pêche systématiquement, elle partageait ses captures avec nous et nous faisait part de ses observations. Outre la période embryonnaire, nous avons ainsi pu étudier et décrire la période larvaire du développement du hareng de la Baltique, dont les conditions d'étude sont par ailleurs difficiles. Cette partie de notre travail est donc fondée uniquement sur les observations de Mme L. Lisivnenko. Nous lui sommes très reconnaissants pour sa contribution.

1. CONDITIONS DE REPRODUCTION DU HARENG DE LA BALTIQUE

D'après les données de la section estonienne de l'Institut VNIRO, les harengs de la Baie Pärnu se reproduisent au printemps et en été, soit du début mai à la mi-juin. En 1953, nous trouvions des oeufs mûrs individuels même vers le 23 juillet. Le frai se fait pourtant en une seule fois. La température de l'eau au début de la période de frai se situe à 5 °C, et certaines années même à 2,4 °C (Rannak, 1953); le frai est à son maximum lorsque la température est d'environ 10 °C. À mesure que la température monte, le frai diminue graduellement pour s'arrêter complètement lorsque la température passe au-dessus de 17 °C. En juin et en juillet, on observe parfois, après une période de réchauffement, un refroidissement dû aux vents et aux courants. Ce refroidissement amène habituellement une augmentation considérable de l'intensité du frai.

La Baie Pärnu est très peu salée. Dans certaines frayères, la quantité de sel dans l'eau atteint à peine 4 ou 5 pour mille. Beaucoup de poissons d'eau douce vivent dans ces conditions, par exemple, la perche, la grémille, le sandre, le poisillon et le gardon.

Le hareng de la Baltique dépose ses oeufs à la surface du fond, à une profondeur de 4 à 10,1 mètres, aux endroits recouverts de végétation (Polysiphonia, Ceramium, Fucus vesiculosus, Zostera marina). Les oeufs déposés adhèrent surtout aux plantes, mais également aux mollusques, aux balanes, aux pierres et au sable recouvrant le fond (Rannak, 1953).

Nous n'avons pas étudié la teneur en oxygène des frayères, mais comme le

fond à ces endroits est net et non vaseux, et que l'eau s'y trouve continuellement en mouvement, nous pouvons conclure que les conditions sont très favorables. Les particularités du développement du système respiratoire embryonnaire du hareng montrent également que, depuis le début du développement, ce système est adapté à de très bonnes conditions d'aération, peu différentes des conditions dans lesquelles se développent les oeufs pélagiques de nombreux autres poissons. Après l'éclosion, les embryons mènent une vie pélagique; ils se développent donc également dans de très bonnes conditions d'aération, peu différentes des conditions de développement des poissons pélagophiles.

Les prédateurs des oeufs du hareng de la Baltique ne sont pas bien connus. Parmi les poissons rencontrés sur les lieux de reproduction, seulement les épinoches peuvent peut-être causer quelques dommages. Nous pouvons supposer que les harengs choisissent leur lieu de frai à proximité des côtes en eau peu salée parce que ces endroits abritent peu de prédateurs capables de détruire leurs oeufs.

2. PÉRIODE DE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DU HARENG DE LA BALTIQUE

1) Les oeufs

Structure des oeufs - Les oeufs mûrs non activés du hareng de la Baltique ne sont pas gros : leur diamètre (l'enveloppe non comprise) varie suivant les femelles de 0,7 à 1,05 mm. La petite taille des oeufs est en relation directe avec la très grande fécondité de l'espèce. Celle-ci est en effet douée d'une fécondité presque égale à celle des nombreux poissons phitophiles et pélagophiles qui ne protègent pas leurs oeufs, et nettement

supérieure à celle des poissons lithophiles qui protègent leurs oeufs. La fécondité absolue du hareng de la Baltique va de 3 315 à 87 501 oeufs, soit en moyenne 21 890 oeufs (d'après Rannak). Le sac vitellin des oeufs est rempli de grains de vitellus d'une taille assez importante. En raison de la pression que ces grains exercent les uns sur les autres, ils prennent souvent des formes polygonales, ce qui donne l'impression que le sac vitellin a une consistance d'oeuf ou de mousse (fig. 20, A).

La graisse se trouve dans un état finement dispersé et elle se répand entre les grains de vitellus, tout comme c'est le cas chez les oeufs des poissons du genre Caspialosa. Nous n'avons pas mesuré sa quantité, ni d'ailleurs celle de l'eau. Nous pouvons cependant supposer que la quantité d'eau n'est pas supérieure à celle que l'on retrouve dans les oeufs des poissons du genre Caspialosa (enviro 70 %, d'après S.G. Vinogardska - 1954), et qu'elle est nettement inférieure à celle contenue dans les oeufs pélagiques des poissons de mer. Le contenu du sac vitellin est toujours incolore; le plasma à la surface du sac est incolore chez les oeufs de certaines femelles et jaune chez d'autres. Les femelles portant des oeufs jaunes sont rares.

Les oeufs mûrs non activés possèdent sur toute la couche superficielle du plasma une multitude de petites "gouttelettes" qui les rendent peu transparents (fig. 20, B). Nous y reviendrons encore.

L'enveloppe des oeufs non activés touche directement au plasma; il n'y a donc pas d'intervalle entre les deux. Elle est assez épaisse et se compose de deux couches. La couche externe est plus fine que la couche interne;

elle est légèrement fibreuse, très collante et c'est elle qui permet aux oeufs d'adhérer au substrat. Entre les deux, apparaissent des granules de différentes tailles, aplaties et rondes. Leur densité varie selon les endroits de l'enveloppe et les oeufs (fig. 20, C). La présence de ces granules rend ondulée la face extérieure de l'enveloppe. On s'interroge toujours sur leur contenu et leur rôle; elles interviennent dans le processus qui fait croître le volume de l'enveloppe après la ponte des oeufs.

Comme nous pouvons le voir, les oeufs ont des caractéristiques différentes selon qu'ils proviennent de telle ou telle femelle. Toutefois, les différences ne s'expriment pas seulement dans les dimensions des oeufs, leur couleur ou la structure de leur enveloppe, mais également dans la façon dont ils réagissent à l'action de l'eau et dont se déroule leur développement. Comme nous le verrons plus loin, les oeufs de différentes femelles ne réagissent pas de la même façon à l'action de l'eau. La qualité des oeufs dépend dans une certaine mesure du moment précis auquel a lieu le frai durant la saison de reproduction ainsi que d'autres conditions ambiantes, mais tous les facteurs déterminants ne sont pas encore connus.

Réaction des oeufs à l'action de l'eau - L'enveloppe des oeufs non activés et non fécondés devient gluante sous l'action de l'eau dès les premières secondes, et les oeufs adhèrent solidement aux objets avec lesquels ils entrent en contact. L'action des spermatozoïdes et l'activation - elles font augmenter le volume de l'enveloppe - n'ont pas d'incidence sur ce processus. L'enveloppe conserve son pouvoir collant normal pendant environ

une demi-heure à compter du dépôt des oeufs dans l'eau; la viscosité diminue progressivement pour se résorber après environ 2 heures. Par contre, les oeufs d'autres poissons, par exemple ceux de la carpe, perdent leur viscosité bien plus vite, et ils n'adhèrent pas au substrat lorsqu'ils ne sont pas activés.

Seule la couche externe de l'enveloppe possède une viscosité temporaire. Les granules, disposées - comme nous l'avons vu plus haut - entre les deux couches de l'enveloppe, ne jouent aucun rôle dans le processus d'adhérence des oeufs et sont insensibles à l'action de l'eau. Dans les oeufs collés, non activés et non gonflés, ces granules restent dans l'enveloppe après la perte de la viscosité tant que les oeufs sont vivants, c'est-à-dire environ 4 jours. Elles se conservent également (fig. 20, C) dans les oeufs qui ne sont activés qu'après un séjour prolongé dans l'eau et dont l'enveloppe ne grossit pas. Il semble que les granules jouent un rôle dans le gonflement de l'enveloppe des oeufs qui sont activés par l'eau et fécondés en temps opportun. Chose certaine, dès que l'eau pénètre à l'intérieur de l'enveloppe et que le volume de celle-ci augmente, les granules disparaissent complètement après quelques minutes et la surface de l'enveloppe perd son aspect onduleux.

Seulement les oeufs non fécondés du hareng de la Baltique réagissent immédiatement à l'action de l'eau - leur enveloppe sécrète de la matière visqueuse. Chez la plupart d'autres poissons, les oeufs déposés dans l'eau et non fécondés résistent à l'action de l'eau et ne subissent pas de changement notable pendant longtemps. Dans le cas de ces oeufs, la couche

de plasma retient toutes les gouttelettes, l'eau ne pénètre pas à l'intérieur de l'enveloppe, cette dernière ne se détache pas de l'oeuf proprement dit et son volume n'augmente pas, il ne se crée pas d'intervalle entre l'enveloppe et l'ovule, etc. Les oeufs du hareng peuvent vivre dans cet état assez longtemps : environ 4 jours lorsque la température de l'eau est basse, soit à 10 °C, et 2 jours lorsque la température est plus élevée (18 à 22 °C). Ce temps suffit, chez les oeufs fécondés, pour que le foetus atteigne une taille allant jusqu'à 4 mm de long et pour que la segmentation de la queue soit terminée.

Soumis à l'action de l'eau, les oeufs du hareng de la Baltique conservent très longtemps la capacité d'être fécondés. Les expériences montrent en effet qu'ils peuvent être fécondés dans les 4 heures qui suivent leur dépôt dans l'eau. La durée où la fécondation est possible est peut-être encore plus longue, mais nos travaux n'ont pu porter sur des périodes allant au-delà de 4 heures. Il n'empêche que cette durée est très longue comparativement à celle que l'on constate chez la plupart des autres espèces (une demi-heure au plus). Seulement les oeufs des poissons du genre Caspialosa - parents proches - conservent la capacité d'être fécondés pendant presque aussi longtemps que les oeufs du hareng de la Baltique (environ 2 heures et plus). Nous ne connaissons pas les exigences biologiques reliées à cette particularité des oeufs du hareng. Elle permet peut-être d'améliorer les conditions de fécondation et d'augmenter le nombre d'oeufs fécondés.

D'ordinaire, ce ne sont pas tous les oeufs (d'une même femelle) qui peuvent

résister longtemps à l'action de l'eau. Certains d'entre eux finissent en effet tôt ou tard par être activés, perdent la capacité d'être fécondés et se développent d'une façon particulière. Leur métabolisme peut subir des changements très variés, dont certains sont typiques de l'espèce.

Ces changements nous ont intéressé dans la mesure où ils reflètent la qualité des oeufs qui varie selon que ceux-ci proviennent de telle ou telle femelle. Nous avons relevé notamment les changements suivants :

1. Durant les premières heures de séjour dans l'eau, les oeufs gonflent outre mesure, leur contenu devient trouble et ils périssent (nous n'avons pas suivi ce processus en détail).

2. Les oeufs se transforment dans un premier temps de façon semblable aux oeufs fécondés : les gouttelettes de la couche superficielle du plasma se groupent en-dessous de l'enveloppe où pénètre l'eau; l'enveloppe se dilate pour former une cavité périvitelline aqueuse.

À partir de ce moment, le développement des oeufs peut s'orienter ainsi :

a) le plasma se décompose en petits îlots qui se répandent au hasard sur la surface du sac vitellin, puis les oeufs gonflent et périssent;
b) le plasma se groupe pour former un tubercule au pôle animal, comme dans le cas des oeufs fécondés; suit alors un processus de pseudodivision et l'oeuf périt;

c) après la formation du tubercule plasmatique et la pseudodivision, se produit un très vigoureux processus de pseudogastrula et l'oeuf périt.

3. Les oeufs se transforment de la même façon que les oeufs fécondés, puis s'amorce la division proprement dite. Les changements ultérieurs sont variés :

a) la division se fait de façon confuse, il arrive souvent que le plasma ne se divise pas au complet; des blastomères de tailles différentes se dispersent, beaucoup se détachent et l'oeuf périt;
b) la division conduit au stade morula, puis les blastomères se dispersent, se détachent et l'oeuf périt;
c) un grand nombre de blastomères se détachent pendant la division; les autres se développent jusqu'au stade de gastrula, puis deviennent embryon; toutefois, le blastopore ne se referme pas et les embryons sont anormalement raccourcis - ils périssent en peu de temps;
d) le développement parthénogénétique se poursuit de façon plus ou moins normale jusqu'à la période larvaire (nous n'avons pu suivre le développement ultérieur, les larves ayant péri faute de nourriture).

4. Les oeufs sont activés tard, soit après plusieurs heures (10 heures et plus) de séjour dans l'eau. Les gouttelettes se détachent du plasma par endroits ou partout à la fois; dans certains cas, elles se conservent. L'enveloppe se dilate de façon insignifiante ou pas du tout. Le plasma peut se concentrer au pôle animal ou se décomposer en îlots ou subir une pseudo-division peu marquée, après quoi les oeufs périssent.

Tous les oeufs activés, à l'exception de ceux qui se développent de façon parthénogénétique - voir au 3c) et au 3d) - et de certains oeufs activés tardivement, vivent peu de temps et périssent bien avant les oeufs non activés. La plupart des oeufs activés périssent au cours de la première journée - ceux qui vivent plus de 24 heures sont rares -, alors que les oeufs non activés vivent, comme nous l'avons déjà mentionné, 2 à 4 jours.

Nous avons établi ce tableau d'ensemble des différents types de réaction des oeufs non fécondés à l'action de l'eau d'après les oeufs prélevés chez un grand nombre de femelles. Chez les oeufs d'une même femelle, nous avons constaté des changements nettement moins variés et, sous certains aspects, moins spécifiques.

Chez certaines femelles, les oeufs ne s'activent pas du tout dans l'eau, conservent les gouttelettes et vivent longtemps. Chez une même femelle dont les oeufs s'activent, nous pouvons rencontrer l'un ou l'autre type de changements précités qui prédomine, puis deux ou trois autres types chez un nombre restreint d'oeufs. Les types de changements que subissent les oeufs varient selon les femelles : nous pouvons en effet observer, selon le cas, un gonflement excessif et précoce des oeufs, la formation d'îlots de plasma, une pseudodivision, un processus de pseudogastrula, etc. Chez une seule femelle, le développement parthénogénétique des oeufs s'accompagnait du détachement de certains blastomères et donnait lieu à la formation d'embryons raccourcis. Chez d'autres femelles, nous constatons un développement parthénogénétique plus conforme à la norme.

Le fait que les oeufs ne réagissent pas de la même façon à l'action de l'eau selon qu'ils proviennent de telle ou telle femelle tient à leur qualité. Ce sont en particulier les oeufs prélevés chez des spécimens morts depuis une ou deux heures qui résistent à l'activation par l'eau. Quant aux oeufs des spécimens vivants ou morts depuis peu, nombre d'entre eux s'activent toujours et se développent. Nous voyons donc que les oeufs peuvent être conservés un certain temps dans le corps des femelles mortes sans perdre la capacité d'être fécondés et de se développer normalement. Par contre, ils perdent la capacité d'être activés par l'eau et leur métabolisme change en conséquence. Il reste à éclaircir la nature des changements survenant dans le corps de la femelle morte qui déterminent la qualité des oeufs. L'intérêt que ces changements suscitent est d'autant plus grand qu'ils sont totalement différents des changements au niveau de la qualité qui se produisent chez d'autres espèces de poissons (par ex. chez la carpe). En effet, contrairement à ce que nous observons chez le hareng, les oeufs du brème mis dans l'eau deux heures après la mort du sujet porteur sont presque tous activés par l'eau, se divisent et se développent jusqu'au stade morula; puis les blastomères se dispersent et les oeufs périssent. Autrement dit, le métabolisme de ces oeufs change, tout comme c'est le cas chez les oeufs du hareng vivant ou mort depuis peu, comme nous l'avons mentionné plus haut (voir au 3b).

Les différents types d'activation et de développement des oeufs non fécondés tiennent également aux changements de qualité qui surviennent sous l'influence de divers facteurs externes. Ainsi, c'est sans aucun doute au métabolisme de la femelle porteuse, à la température ainsi qu'à d'autres conditions saisonnières qu'il faut attribuer le fait que certains des oeufs

d'une femelle donnée sont très vite activés par l'eau, gonflent et périssent, alors que les oeufs d'une autre femelle se développent jusqu'au stade morula, ceux d'une troisième femelle jusqu'à la formation de l'embryon, etc. Ces phénomènes passionnants n'ont pas encore été étudiés en profondeur, et les lois qui les régissent nous échappent.

Les oeufs mûrs du hareng de la Baltique ressemblent à maints égards aux oeufs des poissons du genre Caspialosa, mais ils en diffèrent considérablement par certains aspects de leur structure et par la façon dont ils réagissent à l'action de l'eau. Les oeufs de l'alose du Don (C. kessleri pontica) sont un peu plus gros et leur enveloppe n'est pas collante, ce qui assure leur flottabilité. Ils sont toujours incolores. Les oeufs non activés vivent dans l'eau environ 24 heures et périssent avant certains oeufs activés. Dans les oeufs activés, le processus de pseudogastrula est très peu accentué, et l'on ne constate pas la formation du stade morula et la dispersion ultérieure de blastomères. Les changements les plus fréquents chez les oeufs activés se traduisent par le détachement du tubercule plasmatique tout entier, alors que tel n'est pas le cas chez le hareng de la Baltique. Nous ne savons pas encore pourquoi il y a des différences dans la façon dont réagissent les oeufs de ces deux espèces pourtant si proches l'une de l'autre.

Par ailleurs, des différences beaucoup plus nettes se constatent entre les oeufs mûrs du hareng de la Baltique et ceux d'autres espèces, par exemple, le saumon, la carpe ou la perche. Chez ces espèces, à la différence du hareng de la Baltique, les oeufs sont en grande partie activés par l'eau

et ils secrètent des gouttelettes de plasma; les oeufs (non mûrs) qui ne s'activent pas sont extrêmement rares. Les oeufs de ces espèces perdent la capacité d'être fécondés après une demi-heure de séjour dans l'eau ou même avant, soit beaucoup plus tôt que les oeufs du hareng de la Baltique. Les oeufs activés vivent plus longtemps que les oeufs non activés; le fait de conserver les oeufs dans le corps d'une femelle porteuse morte modifie le caractère de l'activation sans toutefois l'étouffer; la pseudogastrula est moins accentuée; absence de développement parthénogénétique conduisant à la formation d'embryons normaux ou difformes. Là aussi, la raison de toutes ces différences nous échappe encore.

2) Fécondation et premières étapes de la période de développement embryonnaire (jusque la gastrula)

Tout comme c'est le cas chez d'autres poissons, la fécondation des oeufs du hareng de la Baltique se traduit d'abord par la libération de gouttelettes du plasma qui se groupent en dessous de l'enveloppe de l'oeuf. Chacune des gouttelettes se dégage instantanément, la libération de toutes étant réalisée en une minute et demie (à partir du moment de la fécondation) ou même avant. Ce processus met en branle d'autres processus et modifie considérablement toutes les qualités de l'oeuf. Le liquide secrété par les gouttelettes (sa composition chimique est inconnue) se répand sous l'enveloppe, modifie ses propriétés et, d'une certaine façon, favorise la pénétration de l'eau à l'intérieur de l'enveloppe. Ensuite, l'enveloppe se dilate graduellement pour former une cavité périvitelline aqueuse d'une taille assez importante. Ce processus se termine environ 1 heure après la fécondation ou un peu plus tard (à la température de 15 °C).

L'enveloppe se dilate et elle atteint une limite qui varie selon les oeufs que nous avons étudiés. Le diamètre final est de 1,1 à 1,4 mm (le diamètre initial de l'ovule étant de 0,70 à 1,05 mm - voir le tableau 11). Étant donné que l'enveloppe gonfle à des degrés différents, le volume final de la cavité périvitelline varie également selon chaque oeuf. Sa taille relative (c'est-à-dire le rapport entre le diamètre de l'enveloppe et le diamètre du sac vitellin) n'est pas très grande; elle va de 1,15 à 1,55. Une cavité périvitelline semblable se constate chez les oeufs collants de carpes lithophiles et phitophiles. Chez les oeufs pélagiques des poissons du genre Caspialosa et chez les oeufs d'autres espèces de poissons qui se reproduisent en eau douce, la cavité périvitelline est nettement plus volumineuse (taille relative de 3 à 5).

Il ne faut pas croire que le gonflement de l'enveloppe tient seulement à l'écart entre la pression osmotique du liquide secrété par le plasma - elle augmente - et la pression osmotique de l'eau de la frayère. Ce facteur entre en ligne de compte dans les régions peu salées où se reproduisent les harengs de la Baltique. Le volume de l'enveloppe augmente en effet (bien que peu) chez les oeufs élevés artificiellement dans une eau dont la salinité est de 25 pour mille, c'est-à-dire dans un milieu aquatique où la pression osmotique est élevée mais qui ne le cède en rien à la pression osmotique du liquide des oeufs. À noter également qu'après un séjour prolongé des oeufs non activés dans l'eau (environ 24 heures), les propriétés de l'enveloppe changent et celle-ci perd alors la capacité de se dilater après la libération des gouttelettes, même si elle conserve dans certains cas les granules que nous avons mentionnées plus haut. Nous voyons ainsi que le gonflement de l'enveloppe est lié à la disparition de

granules et qu'il dépend par ailleurs de certains processus qui surviennent à l'intérieur de l'enveloppe. Le gonflement va donc au-delà d'une simple dilatation mécanique découlant de l'écart entre la pression osmotique du liquide contenu dans les gouttelettes et celle du milieu aquatique.

Une fois les gouttelettes libérées, l'oeuf s'éclaircit; la contexture mousseuse du vitellus est alors bien visible (fig. 21, A). Parallèlement au gonflement de l'enveloppe, le plasma commence à se déplacer vers le pôle animal pour former autour de lui un tubercule. Ce processus est si vigoureux que sur le sac vitellin apparaissent de nombreux sillons temporaires allant de l'équateur vers le pôle animal. Le volume du tubercule plasmatique augmente rapidement pour atteindre finalement une taille au-delà de laquelle il commence à se diviser en blastomères. Tout le processus de formation du tubercule plasmatique - de la fécondation jusqu'au début de la division - dure environ une heure à la température de 15 °C. Toutefois, il ne se déroule pas toujours sans encombre. Dans le cas de certains oeufs, ce processus a un retard de 1 à 2 heures : une fois terminée la formation du tubercule plasmatique, la division commence chez eux non pas une heure - comme c'est le cas chez la plupart des oeufs - mais plutôt deux ou trois heures après la fécondation. On ne sait trop à quoi il faut attribuer ce retard et les écarts pour ce qui est de la durée de cette première étape de développement. Peut-être est-ce là que nous devons rechercher les raisons des différences dans la qualité des oeufs. Notons également que le retard et l'asynchronisme de ce processus sont nettement plus marqués chez les oeufs non fécondés activés par l'eau qui font l'objet de développement parthénogénétique (le processus dure six heures dans leur cas).

Le tubercule plasmatique formé au début du processus de division est assez gros : son diamètre à la base est égal ou à peine inférieur à celui du sac vitellin (0,70 à 1,05 mm, tabl. 11 et 12); la surface de sa circonférence est donc égale à la surface de la circonférence (le long de l'équateur) du sac vitellin; sa hauteur, qui va de 0,20 à 45 mm, représente plus de la moitié de la hauteur du sac vitellin. En général, la grandeur relative du blastodisque (c'est-à-dire le rapport entre sa hauteur et la hauteur du sac vitellin) se situe entre 0,46 et 0,9. Les oeufs du hareng de la Baltique possèdent ainsi une quantité relativement élevée de plasma indispensable à la formation de l'embryon; ils sont donc polyplasmatiques.

Comme nous l'avons déjà mentionné, la division commence une heure après la fécondation (à 15 °C, tabl. 12, série II). Le premier sillon se dessine petit à petit et il finit par séparer complètement les deux blastomères jusqu'à leur base (fig. 21, D et E). Le sillon (à ne pas confondre avec la cloison qui sépare les blastomères) s'aplanit alors, les parois apparentées de chacun des deux blastomères convergent les unes vers les autres, puis à la place du sillon se forme une cloison de matériau plasmatique; une autre division se produit alors, donnant lieu à l'émergence de quatre blastomères. Le processus de division, qui prend fin avec la jonction des blastomères et la formation d'une cloison entre eux, s'accomplit en environ 45 minutes à compter de la formation du sillon. Le deuxième sillon et les contours des quatre blastomères en formation se dessinent une ou deux minutes après.

Au cours de la division ultérieure qui conduit à la formation de la morula, le nombre de cellules augmente alors que leur taille diminue. Le stade

morula à grosses cellules apparaît au bout de six heures (à 17 °C), et le stade morula à petites cellules huit heures après la fécondation (fig. 21, F; tabl. 12).

La morula, tout comme le tubercule plasmatique, est constituée d'un tubercule de cellules à base plate sur la surface aplatie du sac vitellin. La masse cellulaire est le plus épaisse dans la partie centrale de la morula, et elle se raréfie à mesure que l'on s'éloigne vers ses extrémités.

Le processus de développement, du début de la division jusqu'à l'apparition de la morula à petites cellules, a un caractère surtout qualitatif et uniforme : nous observons une augmentation du nombre de cellules et une diminution de leurs dimensions. À partir d'un moment précis - les cellules sont alors de petite taille (leurs dimensions n'ont pas été déterminées) et fort nombreuses -, le processus de développement se ramifie de plus en plus et change sur le plan qualitatif. La masse de petites cellules devient meuble à l'intérieur. La base aplatie de la morula perd la capacité de résister à la pression qu'exerce le sac vitellin et elle conserve une forme aplatie à l'endroit du contact avec celui-ci. Le sac vitellin s'enfonce à travers la base de la morula dans la masse cellulaire de celle-ci et s'encastre dans son tubercule, tandis que la matière cellulaire se déplace vers le bas le long du sac vitellin : ainsi se forme la blastula. Une blastula terminée est illustrée à la fig. 23, A (âge - 12 heures 30 minutes). La matière cellulaire est posée tel un chapeau sur la partie rétrécie du sac vitellin. L'épaisseur de la couche de masse cellulaire du chapeau (ou blastodisque) n'est pas très volumineuse comparativement à l'épaisseur de la morula; elle est, aux extrémités, légèrement plus épaisse

qu'au centre. Les extrémités cellulaires du blastodisque, qui prennent la forme d'un bourrelet entourant le sac vitellin, touchent directement par en bas la couche de périblaste (épaissie à l'endroit du contact), et ils se transforment ainsi en plasma - démuni de cellules - qui enveloppe le vitellus. Dans le périblaste, nous ne voyons pas encore de noyaux le long des extrémités du plastodisque ni en dessous de celui-ci.

À l'étape de la division et de la formation de la morula, nous pouvons également voir très nettement les différences au niveau du développement des oeufs fécondés. Comme nous l'avons décrit, les oeufs de certaines femelles se développent pour la plupart normalement, seule une petite partie d'entre eux ne suivant pas la norme. Chez certaines femelles, la plupart des oeufs se développent de façon anormale : tous périssent aux stades de la morula ou seulement une très petite partie d'entre eux se développent de façon plus normale, survivent et passent aux étapes suivantes de développement. Cette tendance peut être observée déjà au début de la division, au stade de quatre à huit blastomères : les blastomères qui apparaissent sont de tailles différentes, certains sont nettement plus petits que d'autres, et ils se répartissent sur le sac vitellin en deux groupes totalement séparés l'un de l'autre (fig. 22, A). La division se poursuit irrégulièrement; les blastomères ne se séparent pas en même temps, si bien que la taille de nouveaux blastomères varie également; de plus, certains d'entre eux se détachent complètement du sac vitellin (ou ovule), pénètrent dans la cavité périvitelline et deviennent des formations totalement indépendantes (fig. 22, B et C). Par la suite, bon nombre de blastomères fusionnent - sans perdre pour autant leur lien avec le sac vitellin - pour former une masse non cellulaire compacte, dans

laquelle se conservent ici et là des groupements de blastomères et des blastomères isolés (fig. 22, D). Comme résultat, nous observons la formation d'un état semblable à la morula, qui prend la forme d'une masse non cellulaire dans laquelle évoluent des îlots de petites cellules (fig. 22, E). Certains blastomères détachés continuent de se diviser et forment une ronde morula indépendante dans la cavité en dessous de l'enveloppe, alors que d'autres ne se divisent pas. Dans d'autres cas, un grand nombre de blastomères périssent après s'être détachés complètement du sac vitellin, alors que les autres - qui n'ont pas perdu leur lien avec le sac - continuent de se diviser normalement; toutefois, ils forment une micromorula minuscule (fig. 22, F) du fait de la faible quantité de matière plasmatique qu'ils renferment. Chez d'autres oeufs encore, certains blastomères détachés du sac vitellin restent reliés entre eux, continuent de se diviser et forment dans la cavité périvitelline une ronde morula indépendante sans vitellus, tandis que sur le sac vitellin - soit à l'endroit où se trouvait auparavant le blastodisque - ne reste qu'une couche non cellulaire plus ou moins épaisse de plasma (fig. 22, G). Parfois les morulas sont plus typiques, mais les blastomères qu'elles contiennent sont de différentes tailles (fig. 22, H). Par ailleurs, des blastomères de plus grosse taille se déplacent sur la surface latérale du sac vitellin pour y former des groupes isolés (fig. 22, I).

Toutes ces anomalies au niveau du développement se terminent pas la mort et, chez certaines femelles, elles se constatent chez la plupart des oeufs sinon chez tous les oeufs. Comme les oeufs d'autres femelles se développent complètement et normalement et donnent une progéniture viable, dans les mêmes conditions de température et de laboratoire, les anomalies du

développement tiennent sans doute aux différences au niveau de la qualité des oeufs selon qu'ils proviennent de telle ou telle femelle (un autre facteur qui entre vraisemblablement en ligne de compte est la qualité du sperme). Au début de la période de frai, la qualité des oeufs varie, mais il arrive souvent que les différences s'estompent peu à peu au cours de la deuxième moitié de la période de frai, soit vers la fin de juin et en juillet, lorsque la température de l'eau monte notablement (au laboratoire, la température passe de 17 à 24 °C, soit nettement au-dessus de la température à laquelle le hareng de la Baltique arrête la ponte d'oeufs). Nous voyons ainsi que les changements de qualité qui surviennent chez les oeufs du hareng de la Baltique au cours de la deuxième moitié de la période de frai tiennent aux changements que subit le métabolisme des femelles ainsi qu'à des facteurs externes, dont notamment la température au moment de la reproduction.

3. GASTRULA

Vu la quantité relativement élevée de matière cellulaire et plasmatique qu'il contient, le blastoderme recouvre, déjà au stade de blastula, presque la moitié du sac vitellin, et ses extrémités touchent presque à l'équateur (fig. 23, A). Lorsque le processus de gastrula commence et que la matière cellulaire dans le blastoderme devient nettement distincte, les extrémités de la gastrula recouvrent déjà l'équateur. Le blastoderme envahit alors rapidement la partie non recouverte du sac vitellin, et nous assistons à une redistribution de la matière cellulaire qui s'accompagne de changements appropriés au niveau du métabolisme. Après 2 heures 15 minutes (à 23 °C), à partir de la bastula (illustrée à la fig. 23, A) se forme la gastrula dont le blastoderme recouvre d'ores et déjà au moins les deux tiers du sac

vitellin (fig. 23, B). À mesure qu'il envahit le sac vitellin, le bourrelet devient une masse multicellulaire compacte. À l'endroit même où, à partir de l'embryon, se formera le corps de l'organisme, l'ectoderme est très épais : ainsi s'amorce le germe du système nerveux central; en dessous se superposent les couches d'entoderme et de mésoderme.

Le long du bourrelet de l'embryon - dans sa partie inférieure - une large bande de mésoderme entoure le sac vitellin. L'extrémité arrière de cette bande est directement reliée au bourrelet annulaire du blastoderme à partir duquel elle se développe (c'est là qu'apparaissent continuellement ses nouvelles cellules). La largeur de la bande mésodermique est environ deux fois inférieure à la longueur du germe du corps de l'embryon. L'extrémité avant n'est pas délimitée régulièrement.

Le stade décrit ci-dessus est suivi du développement du mésoderme dans la tête de l'embryon, à partir duquel se forme un grand bourrelet mésodermique temporaire (fig. 23, C). Les bords du blastoderme envahissent alors la partie arrière non encore recouverte du sac vitellin; le germe du corps de l'embryon grandit et la tête s'épaissit (fig. 23, D), puis le blastoderme recouvre toute la partie arrière du sac vitellin, l'extrémité du blastopore se ferme, et le processus de la gastrula se termine (fig. 23, E).

Au début de la gastrula, la partie du sac vitellin qui n'est pas recouverte de blastoderme - dans le périblaste - ne contient apparemment pas de noyaux. Pendant la gastrula, dans le périblaste apparaissent de nombreuses

bulles transparentes qui ressemblent à des noyaux (fig. 23, B). Nous ne les voyons toutefois pas bien, elles n'apparaissent pas à tous les stades de la gastrula et elles ne se forment pas dans tous les oeufs. Sous cet aspect, le hareng de la Baltique se différencie nettement des poissons du genre Caspialosa. Chez ces derniers, les vésicules dans le périblaste apparaissent au début de la gastrula, et au cours de celle-ci on constate très nettement leur structure, leur distribution, l'augmentation de leur quantité, leur déplacement, etc. Par ces particularités s'exprime la spécificité des différentes espèces de poissons, dont la nature nous échappe encore.

4. FORMATION DE LA TÊTE ET DU TRONC DE L'EMBRYON SUR LE SAC VITELLIN APRÈS LA GASTRULA

Pendant qu'elles se referment (âge - 24 heures, 14 °C) et qu'elles recouvrent la surface arrière du sac vitellin, les lèvres du blastopore forment un entonnoir aux extrémités épaisses qui constituent la partie postérieure du corps de l'embryon (fig. 23, E). À l'avant du sac vitellin, la tête de l'embryon se détache nettement. Le mésoderme s'étire pour former une bande continue, non segmentée, allant de l'extrémité arrière du corps jusqu'à l'extrémité de la tête, où elle forme un bourrelet épais qui ressemble par son aspect au germe de l'oeil. Le corps de l'embryon recouvre alors un peu plus de la moitié du sac vitellin. Comme nous l'avons déjà dit, durant ce stade se termine le processus de la gastrula, après quoi s'amorcent des processus d'un autre ordre.

Au fur et à mesure du développement du bourrelet de la tête, le mésoderme s'isole et commence à se segmenter. Les trois premiers segments apparaissent déjà une heure et demie après la fin du processus de gastrula (à 14 °C, voir le tabl. 13), c'est-à-dire une fois que l'embryon a atteint le stade illustré à la fig. 23, F. Ils se forment à peu près au milieu du corps. Une bride mésodermique non segmentée et se rétrécissant graduellement, s'étend du premier segment vers la tête et atteint presque le bourrelet mésodermique; une autre bride (également mésodermique) non segmentée et de largeur régulière, s'étend du dernier segment jusqu'aux lèvres du blastopore. Le processus de segmentation progresse de l'avant vers l'arrière, les nouveaux segments apparaissant à la suite de segments déjà formés. Aucun nouveau segment ne se forme sur le devant du segment précédent, et la première des brides mésodermiques susmentionnées se décompose en matière cellulaire qui sert par la suite à la formation des muscles oculaires ainsi que d'autres éléments de la tête. En effet, dès que l'embryon a formé 6 segments, seul un petit reste de cette bride est perceptible tout juste devant le premier segment, alors qu'elle a totalement disparu partout ailleurs (fig. 23, G).

L'augmentation du nombre de segments et la croissance de l'embryon dans le sens de la longueur, qui se produisent à la surface du sac vitellin et en étroite relation avec celui-ci, s'accompagnent nécessairement d'un recourbement du corps de l'embryon et du rapprochement de ses extrémités avant et arrière au niveau de la face ventrale du sac vitellin. Les extrémités finissent par se rapprocher au point où des changements d'un ordre qualitatif nouveau s'amorcent dans le processus de développement. Déjà chez l'embryon à 6 segments, le corps occupe une bonne partie du sac

vitellin (fig. 23, G). Au moment du rapprochement de la tête et de la queue, le nombre de segments est, selon les embryons, de 25 à 30 (fig. 23, K). Ce nombre est atteint en l'espace d'environ 13 heures, à 14 °C (tabl. 13).

D'autres organes apparaissent en même temps que les segments. L'entonnoir formé par les extrémités du blastopore se referme à la fin du processus de la gastrula et il disparaît, mais cela ne se fait pas d'un coup. Parallèlement à la croissance de la partie postérieure du corps, il s'allonge d'abord; la fente et l'orifice à la base du sac vitellin diminuent puis augmentent à nouveau temporairement, constituant un résidu du blastopore (fig. 23, E). Par la suite, l'entonnoir se recouvre progressivement de l'intérieur pour disparaître complètement une fois que l'embryon a développé plus de 6 segments; toutefois, chez l'embryon à 6 segments, nous voyons encore nettement l'extrémité arrière de cette fente (fig. 23, G). Pendant ce temps, plus près du sac vitellin, plus précisément devant l'orifice du blastopore dans la partie arrière du germe entodermique de l'intestin, apparaît une toute petite vésicule de Kupfer; de toute évidence, comme chez l'alose du Don, il s'agit d'une formation indépendante, et non d'un résidu modifié du blastopore. La vésicule de Kupfer reste dans la partie arrière du germe entodermique de l'intestin : à mesure qu'elle se développe, elle se déplace vers l'arrière (fig. 23, G à I). Pendant un certain temps, son volume grandit pour atteindre la taille limite chez l'embryon de 20 à 24 segments (fig. 23, I et 25, A). Son volume diminue chez l'embryon de 26 à 30 segments; la vésicule s'étend alors du sac vitellin à l'extrémité arrière du corps et, de ronde, elle devient oblongue (fig. 23, K et 24, B).

La vésicule se divise alors en deux bulles (fig. 23, L); l'une - la plus importante (elle est plus près du sac vitellin) -, conserve sa position par rapport au sac; l'autre se sépare et se déplace vers l'arrière dans le bourgeon de la queue (fig. 23, L et 24, C et D). Simultanément, le volume des deux bulles continue de diminuer puis elles disparaissent : d'abord celle qui est plus petite - plus à l'arrière (fig. 24, E et F) - et ensuite celle de devant (fig. 24, G). Avant de disparaître, la vésicule arrière se situe approximativement au niveau du 40^{e} myotome, et la vésicule avant entre le 35^{e} et le 37^{e} myotome. Toutes les deux se trouvent donc bien avant l'endroit où se développera l'anus (situé entre le 43^{e} et le 45^{e} myotome).

Comme nous l'avons déjà dit, la vésicule de Kupfer gonfle et se divise lorsque l'embryon présente de 27 à 30 segments; la vésicule arrière disparaît lorsque l'embryon a entre 27 et 33 segments, et la vésicule avant lorsqu'il a entre 28 et 34 segments. La durée du processus qui mène à la disparition de la vésicule de Kupfer - à partir du moment de son allongement - varie selon les embryons : chez les uns, le processus dure 41 minutes à la température de 14 °C, chez les autres 2 heures et 30 secondes à 15,8 °C, et chez d'autres encore 2 heures à 11 °C (tabl. 14).

Il semble que la division de la vésicule de Kupfer, avant sa disparition, ne se produit pas chez tous les embryons : chez certains d'entre eux, le volume de la vésicule diminue peu à peu et celle-ci disparaît sans se diviser (fig. 25, A à D).

Le rôle que la vésicule de Kupfer joue sur le plan biologique n'est pas connu. Placée à l'arrière du germe entodermique de l'intestin et figée à cet endroit, elle intervient dans la croissance de celui-ci qui se fait de l'avant vers l'arrière. Après la disparition de la vésicule, le germe entodermique de l'intestin grandit quelque peu, vers l'arrière, soit en tout sur une longueur de 3 à 5 segments. Cependant, la signification de la vésicule de Kupfer ne peut que difficilement être expliquée uniquement par le rôle qu'elle joue au chapitre de la croissance.

Comme nous l'avons mentionné, le volume de la vésicule de Kupfer augmente d'abord au cours du processus de développement et, chez nombre d'embryons, il peut devenir très considérable (fig. 25, A). Mais la composition et le rôle du liquide que contient la vésicule sont inconnus. Chez certains embryons, la vésicule de Kupfer est absente. Ce type d'embryons prédomine chez les oeufs qui se développent à des températures élevées, soit pendant la deuxième moitié de la période de frai, et également dans le cas des oeufs qui font l'objet de développement parthénogénétique. Parmi les embryons provenant d'une eau à salinité élevée, certains n'avaient pas de vésicule de Kupfer, d'autres en avaient une d'une grosse taille, et d'autres encore avaient deux vésicules de bonne taille.

Pendant la période de développement à l'étude, soit à partir du moment où le blastopore se referme jusqu'à la disparition de la vessie - c'est-à-dire jusqu'à la formation de 28 à 34 myotomes -, nous assistons à l'apparition des germes des organes sensoriels ainsi qu'à des changements essentiels d'un ordre nouveau.

Chez les embryons à 6 segments apparaissent de gros germes des yeux (fig. 23, G). La corde dorsale se distingue nettement chez les embryons à 17 segments. Le germe de l'organe auditif, sous forme de placode ectodermique sans cavité, s'observe chez les embryons comportant 18 à 21 segments, ainsi que la placode olfactive. Chez les embryons à 24 segments se forment une cavité dans la vésicule auditive et les germes du cristallin dans les yeux (fig. 23, J). Enfin, chez les sujets à 30 segments, nous pouvons voir tous les compartiments de l'encéphale, y compris les encéphalomères dans le bulbe rachidien (fig. 25, B).

5. FORMATION DE LA PARTIE ARRIÈRE DU TRONC À PARTIR DU SAC VITELLIN ET PROCESSUS CONNEXES

Comme nous l'avons déjà indiqué, au moment où l'extrémité arrière du corps - reliée au sac vitellin - est le plus près de l'extrémité de la tête, les embryons possèdent de 24 à 30 segments (fig. 25, B). Un secteur important de l'embryon, situé sur la partie inférieure arrière du sac vitellin, n'est pas encore segmenté. L'embryon recouvre le sac vitellin sur presque toute sa surface de celui-ci; à peine un petit intervalle, qui correspond à la largeur de quelque 5 segments arrière, reste non occupé sur la surface ventrale entre la tête et l'extrémité arrière du corps. Ultérieurement, l'extrémité arrière du corps ne se propage pas sur le sac vitellin de manière à recouvrir cet intervalle et à toucher la tête; elle forme plutôt un bourgeon terminal qui, à la différence de tout le reste du corps, croît et s'allonge de façon indépendante à partir de la surface du sac vitellin (fig. 25, C et D).

Le processus de segmentation se poursuit parallèlement à la croissance et à l'allongement du bourgeon terminal. Sur le sac vitellin, il ne reste de place que pour 35 segments, les autres segments se formant dans le bourgeon terminal déjà isolé du sac vitellin (fig. 25, E et F). La croissance la plus vigoureuse de l'embryon - dans le sens de la longueur - se constate principalement dans la partie arrière non segmentée du corps. Comme, toutefois, la croissance des autres parties du corps disposées sur le sac vitellin ne s'arrête pas et que les myotomes s'élargissent quelque peu, il ne reste plus de place, sur la surface arrondie du sac vitellin, pour la partie arrière du corps. Pour s'adapter à la forme ronde du sac vitellin, le corps de l'embryon s'allonge et finit par ressembler à une poire (fig. 25, D). Toutefois, chez le hareng de la Baltique (et dans la famille des clupéidés en général), la forme du corps change moins au fur et à mesure qu'il croît que cela est le cas chez les carpes. Chez ces dernières, le tronc qui croît en longueur et est relié au sac vitellin sur toute sa longueur - soit de la tête à l'extrémité de l'intestin -, entraîne le sac vitellin et, tout en restant rattaché à celui-ci, il se redresse et étire excessivement le sac en lui donnant d'abord une forme de poire allongée, puis une forme de cigare. À la différence de carpes, chez le hareng de la Baltique (tout comme dans la famille des clupéidés en général), le changement de la forme du sac vitellin, qui se dessine à peine sous l'influence de la croissance du corps en longueur, s'arrête rapidement et un processus d'un ordre tout à fait différent s'amorce alors. Ce processus nouveau commence chez les embryons à 30 segments (fig. 25, B) et se résorbe au bout de 5 heures (à la température de 11 °C) chez les embryons à 37 segments (fig. 25, E). Durant ce petit laps de temps, qui

conduit à un faible allongement du tronc, la forme ronde du sac vitellin ne change que très peu.

Par la suite, le tronc, qui continue de grandir, au lieu d'entraîner le sac vitellin - comme nous l'avons vu auparavant - et de l'étirer (cf. les carpes), commence à se libérer du sac vitellin; il se sépare de lui suivant le sens arrière-avant (tout comme chez les corégones et les éparlans qui sont apparentés aux harengs).

Le processus par lequel la partie arrière du tronc se sépare du sac vitellin prend peu de temps. Il suffit en effet de 12 à 13 heures (tabl. 15) pour que, des 38 segments constatés au début, seulement 18 restent rattachés au sac (fig. 25, E et F); les segments arrière (19 à 45) forment déjà à ce moment la partie arrière du corps, libérée du sac vitellin. À ce stade, la segmentation du tronc se termine (45 segments en tout), la terminaison anale de l'intestin est distincte, la queue est déjà formée bien que non encore segmentée, etc. Toutefois, la séparation du tronc du sac vitellin se poursuit encore pour se terminer dans les 10 heures qui suivent (à 18 °C, voir le tabl. 15), lorsque seulement 11 segments avant (fig. 25, G) restent liés au sac vitellin; à ce stade, la segmentation de la queue se termine chez l'embryon (elle possède 13 segments), le pli de la nageoire impaire s'élargit beaucoup, etc.

Ainsi, ce processus si caractéristique pour les harengs, par lequel la partie arrière du corps se sépare du sac vitellin, touche à la région du tronc sur 24 segments arrière, soit du 35^{e} au 12^{e} segment inclusivement. Ce processus dure 23 heures à 11 °C (tabl. 15).

Le rôle différent que joue le sac vitellin au cours des stades susmentionnés selon qu'il s'agit de harengs ou de carpes - séparation de la partie arrière du tronc du sac vitellin chez les premiers et étirement de celle-ci le long du tronc chez les secondes - tient au mode de vie que les uns et les autres mènent après l'éclosion de l'oeuf. En effet, les embryons de carpes sont alors peu mobiles, rivés au fond sur les pierres (type lithophile) ou accrochés aux plantes (type phytophile). Dans leur cas, il est peu important que le sac vitellin, qui s'étend sur l'intestin, entrave la flexibilité du corps et la nage; de même, la forme très allongée du sac vitellin leur permet de se dissimuler plus facilement au fond ou de s'accrocher aux plantes. Par contre, les embryons de clupéidés, de corégones et d'autres espèces de poissons nagent immédiatement après l'éclosion et mènent une vie beaucoup plus active. Ils ont besoin d'un tronc très souple pour pouvoir remonter à la surface et s'y maintenir en flottaison. Cela est rendu possible par le fait que la plus grande partie du tronc, grâce à la séparation du sac vitellin, n'est pas soumise à l'action contraignante de celui-ci.

Le processus par lequel la partie arrière du tronc se sépare du sac vitellin s'accompagne d'autres changements qui sont déterminants pour le développement de l'embryon (tabl. 16).

Avant que le tronc ne commence à se séparer et que tous les segments, sauf les deux derniers (35 à 37, voir la fig. 25, E), sont encore reliés au sac vitellin, les embryons sont immobiles, comme au stade précédent de leur développement. Pendant ce temps, nous assistons par ailleurs à la formation

de fibres musculaires contractibles dans les myotomes du tronc; dans les 15 minutes qui suivent le stade illustré à la fig. 25, E - le nombre de segments étant le même -, le tronc commence à présenter de temps à autre des palpitations (environ 6 la minute). À mesure de la progression de sa séparation du sac vitellin, le tronc devient de plus en plus mobile et souple. L'embryon dont le tronc est séparé à moitié et qui est relié au sac vitellin par 18 segments avant (35 auparavant) n'a plus de palpitations. Par contre, la partie arrière dégagée de son corps s'agite par mouvements tantôt vers la droite, tantôt vers la gauche, à raison de 12 à 15 mouvements à la minute; l'embryon bouge donc plus souvent et de façon plus vigoureuse qu'avant. Il est encore incapable de se retourner.

Au moment où le processus de séparation se termine, c'est-à-dire lorsque le sac vitellin ne conserve qu'un seul lien avec les 11 premiers segments (fig. 25, G), la partie libre du corps, considérablement allongée et élargie, effectue déjà par moments des flexions tellement vigoureuses que nous pouvons observer le retournement de l'embryon à l'intérieur de l'enveloppe. Toutefois, l'embryon sorti de l'enveloppe ne peut pas encore nager; il continue de s'agiter énergiquement de temps à autre et, bien que ses mouvements ne soient pas entravés par l'enveloppe, nous ne constatons que des rebondissements grâce auxquels il se déplace un peu tantôt dans une direction, tantôt dans une autre.

La séparation du tronc du sac vitellin s'accompagne également de son redressement sur le plan horizontal, ce qui augmente également la souplesse

de l'embryon et rend possible par la suite la nage (au début, comme nous l'avons dit, le tronc - sous forme de cercle - recouvre le sac vitellin et il est incapable d'effectuer des flexions latérales).

Avant l'amorce du processus qui mène à la séparation de l'extrémité arrière du corps, le coeur se forme et ses premiers battements se constatent au moment où le tronc commence à bouger (fig. 25, E). Lorsque (plus ou moins) la moitié des segments sont séparés du sac vitellin, le pouls est tout à fait régulier, et le coeur produit alors entre 60 et 74 battements à la minute (tabl. 16). Il propulse dans les vaisseaux un liquide informe et incolore; ce liquide transporte, très rarement, des corps isolés. Le système vasculaire est constitué de l'aorte dorsale, qui s'étend vers l'arrière jusqu'à l'extrémité anale du germe de l'intestin (fig. 25, F). À cet endroit, l'aorte tourne vers le bas, se jette dans la veine subintestinale qui se dirige (par en bas) directement vers le germe de l'intestin pour se poursuivre le long de l'intestin vers l'avant jusqu'au sac vitellin; cette veine - elle passe sur la face ventrale du sac - s'achemine vers le coeur.

À la fin du processus de séparation du tronc, le pouls est beaucoup plus fort qu'auparavant, la fréquence étant de 75 battements à la minute; le système vasculaire reste inchangé. Comme avant, un liquide incolore sans érythrocytes circule dans les vaisseaux et il ne transporte que très rarement des corps isolés.

D'autres formations d'une importance déterminante se manifestent alors. Le pli d'une nageoire impaire apparaît et se développe (fig. 25, E à G). Il

est long et large; il couvre la partie supérieure du corps, allant du troisième segment vers l'arrière pour atteindre l'extrémité de la queue. Dans la partie avant de l'intestin (au niveau du huitième myotome) apparaît le germe du foie. Dans les téguments de la tête, sur toute la longueur - allant de l'avant jusqu'au troisième segment - apparaissent les glandes. Les yeux ont un peu grossi; la fente des yeux se referme et devient très étroite. La placode olfactive se transforme en fossette. En apparence, le volume de la vésicule auditive n'augmente pas; par contre, la cavité intérieure devient plus grande du fait que les parois s'amincissent; à l'intérieur de la vésicule apparaissent deux petits otolithes.

Parmi tous les changements cités dans le cadre de cette étape de développement, l'acquisition de la faculté de flexion et, par ailleurs, l'apparition du coeur et du système vasculaire, revêtent une importance tout à fait particulière sur le plan biologique. En se courbant et en se retournant à l'intérieur de l'enveloppe, les embryons déplacent le liquide qui les entoure et facilitent ainsi l'échange gazeux; le système vasculaire transporte les éléments nutritifs du sac vitellin vers les parties les plus éloignées du corps, permettant leur développement ultérieur. Nous voyons donc que ces nouvelles acquisitions améliorent nettement les conditions d'alimentation et de respiration de l'embryon, et qu'elles viennent répondre aux besoins croissants de son métabolisme.

6. SÉPARATION DE LA TÊTE DU SAC VITELLIN

Au début, la tête (tout comme l'avait été l'extrémité arrière du corps) est

liée au sac vitellin sur toute sa longueur; elle en épouse la forme (fig. 25, A à F).

Le processus de segmentation se termine rapidement une fois que la partie arrière du tronc s'est redressée et qu'elle s'est séparée du sac vitellin, ce qui se produit dès que le nombre de segments dans la tête a atteint sa limite (soit 16, voir la fig. 26, A).

Chez l'embryon d'une longueur de 4,92 mm (fig. 26, A), la séparation de la tête a tout juste commencé, et celle-ci est encore repliée sur le bas du sac vitellin. La tête se sépare petit à petit, d'abord jusqu'au niveau de la moitié arrière des yeux (fig. 26, B) pourtatteindre ensuite la limite postérieure des vésicules auditives; en même temps, elle se redresse presque complètement (chez l'embryon de 6,62 mm; voir la fig. 26, C). Ce processus est accompagné d'autres changements d'une importance fondamentale. Sur la surface inférieure de la tête (sous les yeux), apparaît la bouche sous forme d'une cavité ouverte, large et longue (fig. 26, B). Dans les yeux apparaissent d'abord un pigment ponctuel noir (fig. 26, A) et ensuite un pigment jaune et la guanine (fig. 26, B), après quoi ils deviennent sensibles à la lumière. Les vésicules auditives grandissent, l'otolithe arrière se déplace peu à peu vers la moitié avant de la vésicule auditive et le processus de formation des conduits semi-circulaires commence (fig. 26, A à C); toutefois, l'embryon ne peut pas encore percevoir les changements dans la position de son corps. Les nageoires pectorales apparaissent et grandissent un peu (fig. 26, A), mais

leur position originelle n'est pas modifiée (elles suivent parallèlement la symétrie du corps, les palettes étant en dessus et les bases étant disposées horizontalement). Les germes de l'appareil branchial, aperçus au début de cette étape, ne changent pas beaucoup (fig. 26, A). Les glandes apparues à la fin de l'étape précédente atteignent leur volume limite (fig. 26, B), émettent de la sécrétion sous l'enveloppe et disparaissent (fig. 26, C); les embryons quittent rapidement l'enveloppe. C'est alors qu'apparaît sur le corps un pigment noir s'étalant en forme de bandes, le long de l'intestin et à l'extrémité de la queue.

Avec le redressement de la tête et les processus connexes, les changements fondamentaux au chapitre des propriétés biologiques et du mode de vie de l'embryon prennent fin (tabl. 16). Tant que la tête est repliée vers le bas, les embryons ne peuvent pas nager. Ils vivent à l'intérieur de l'enveloppe et se tournent énergiquement de temps à autre de façon à assurer de bonnes conditions de respiration. Les yeux ne sont pas encore sensibles à l'action des ondes lumineuses. Le redressement complet de la tête s'accompagne de l'allongement de tout le corps et de l'élargissement des plis des nageoires, ainsi que de l'amincissement et de l'étirement du sac vitellin, ce qui permet d'augmenter considérablement la capacité à nager des embryons. Lorsqu'ils quittent l'enveloppe, les embryons adoptent le mode de vie pélagique. Ils sont alors attirés par la lumière, si bien qu'ils se dirigent vers les couches supérieures éclairées de l'eau et s'y maintiennent. Les courants d'eau contribuent à leur dispersion à partir de la frayère.

7. DÉVELOPPEMENT DES MÂCHOIRES ET DE L'APPAREIL BRANCHIAL - PASSAGE À LA PÉRIODE LARVAIRE

Une fois la tête redressée, la bouche commence à se déplacer vers l'avant et change de forme. Tout en restant grande ouverte, elle se retrouve bientôt en une position avant inférieure (le corps a 7,48 mm de long, voir la fig. 27, A); nous distinguons à ce moment les contours de la mâchoire inférieure. En plus du petit opercule branchial qui s'étale jusqu'à l'otolithe arrière, se forment précisément en dessous et en arrière de lui les fentes branchiales et les arcs branchiaux - dépourvus de feuillets branchiaux - allongés et disposés obliquement. Les nageoires pectorales continuent de grandir, tandis que leur base se déplace également de la position horizontale à une position oblique. Le sac vitellin se rétrécit et se raccourcit, de sorte que son extrémité avant ne touche pas aux nageoires pectorales. Les yeux contiennent davantage de guanine, mais leur volume n'augmente pas. Avec le déplacement des parties latérales de la bouche vers l'avant, ils se situent suivant un axe longitudinal, et ce non horizontalement mais légèrement de biais. Par contre, le volume des vésicules auditives augmente beaucoup; à l'intérieur d'elles apparaissent les canaux semi-circulaires, les crêtes sensorielles et le canal endolymphatique qui s'ouvre sur le dessus. L'amincissement du sac vitellin et les autres changements de structure modifient l'aptitude à nager des embryons : ceux-ci nagent maintenant vers la surface, sans tourner autour de l'axe de leur corps comme ils le faisaient auparavant. Cette faculté tient également au fait qu'ils sont maintenant à même de percevoir la position que leur corps prend dans l'espace (cf. les changements déjà

mentionnés au niveau des vésicules auditives). Les embryons perçoivent désormais la lumière de façon très nette et précise, ce qui favorise leur déplacement vers les couches supérieures de la mer et le mode de vie pélagique.

Au stade suivant apparaissent très nettement les contours de la mâchoire supérieure. Celle-ci perd la forme en simple arc de cercle qu'elle épousait jusqu'alors; en avant d'elle se produit un enfoncement caractéristique et son bord frontal s'allonge un peu vers l'avant, si bien que le bord frontal de la tête descend en légère pente et est moins bombé (longueur - 7,98 mm, voir la fig. 27, B). Dans la bouche - sur le palais - se forme, à une certaine distance de la mâchoire supérieure, un pli semi-circulaire cutané (velum). La mâchoire inférieure s'allonge vers l'avant, mais elle est encore nettement plus courte que la mâchoire supérieure; elle est incapable de faire des mouvements. Tout aussi court qu'avant, l'opercule branchial s'élargit vers le bas. Les arcs branchiaux s'allongent considérablement (toujours pas de feuillets branchiaux). Les yeux restent inchangés; les vésicules auditives ne s'amplifient pas, mais les crêtes sensorielles sont mieux développées, tandis que l'ouverture extérieure du canal endolymphatique devient de moins en moins visible et finit bientôt par disparaître. Dans la section arrière de l'intestin, le volume augmente et nous apercevons à l'intérieur de petits plis. Les palettes des nageoires pectorales s'élargissent considérablement et la base de celles-ci prend une position plus oblique. Elles ne sont pas encore mobiles; eu égard à leur taille considérable et à la modification de leur position, elles ont toutefois déjà un rôle stabilisateur au niveau de la

partie avant du corps au cours de la nage. Le sac vitellin se rétrécit, s'allonge et prend une forme encore plus aérodynamique, ce qui favorise également la nage. Désormais, les embryons nagent, très lentement, dans différentes directions et ils se retournent facilement (tabl. 16).

Par la suite, la mâchoire supérieure avance encore davantage, de sorte que le bord frontal de la tête s'aligne en pente plus prononcée; la mâchoire inférieure arrive au même niveau que la mâchoire supérieure, la bouche n'est pas fermée (fig. 27, C) mais devient mobile (fig. 28, A). Les arcs branchiaux s'allongent davantage et ils deviennent mobiles en même temps que la mâchoire inférieure. Comme auparavant, ils ne sont toutefois pas encore pourvus de feuillets branchiaux et n'accomplissent pas la fonction respiratoire. Les yeux ne changent pas et répondent encore de façon positive à la lumière. Le volume des vésicules auditives continue d'augmenter, ce qui rend le comportement plus complexe (nous y reviendrons). Le sac vitellin disparaît presque tout entier, et il n'entrave plus du tout la nage. La région branchiale se développe et les palettes des nageoires pectorales s'élargissent considérablement, ce qui rehausse également l'aptitude à nager. Maintenant, les petits harengs peuvent bien nager, et ce quelle que soit la position qu'ils adoptent (souvent un flanc ou le ventre tourné vers le haut).

Les changements au niveau de l'intestin tiennent à une augmentation considérable du volume de la cavité intérieure - section arrière - (fig. 28, A) et au fait que celle-ci effectue des mouvements péristaltiques. Dans la

cavité apparaissent quelques produits d'élimination sous forme de petites gouttelettes que les mouvements péristaltiques expulsent petit à petit par l'anus.

Il est possible, dans le milieu naturel, que la période larvaire de la vie commence déjà au stade illustré à la fig. 28, A, c'est-à-dire que les petits harengs commencent alors à se nourrir de plancton. Toutefois, dans le milieu contrôlé, ils ne se nourrissent pas encore.

En conclusion, nous constatons que l'étape décrite ci-dessus est caractérisée par le développement des mâchoires et des arcs branchiaux, l'embryon se dotant ainsi des moyens de se déplacer et d'attraper la nourriture. L'intestin devient apte à accomplir sa fonction; des excrétions y apparaissent, et il commence à effectuer des mouvements péristalstiques. Les palettes des nageoires pectorales changent de position et grandissent beaucoup pour devenir des organes de nage; elles supportent la partie avant du corps et améliorent l'aptitude à nager des harengs qui peuvent désormais se mouvoir de façon beaucoup plus harmonieuse dans différentes directions, quelle que soit la position du corps. En même temps, nous assistons à la formation de l'organe de sensation statique (les conduits semi-circulaires) et à l'acquisition de la capacité de percevoir les changements de position du corps dans l'espace. Les yeux présentent une réponse positive très nette à la lumière qui assure le mode de vie pélagique dans les couches supérieures de la mer. Le sac vitellin se résorbe peu à peu. Cette étape se termine par le passage à la nourriture extérieure; la vie à l'état larvaire commence alors.

Comme nous l'avons vu, nous pouvons distinguer huit principales étapes dans la période de développement embryonnaire du hareng de la Baltique. Les traits caractéristiques et la durée de chacune de ces étapes sont indiqués ci-après (cf. les tabl. 12, 13 et 16).

Étape I - Sécrétion de gouttelettes à partir du plasma, pénétration de l'eau sous l'enveloppe, formation du tubercule plasmatique, préparation à la division. La durée est de 1 h 45 min à 17 °C (fig. 20 ainsi que 21, A et B).

Étape II - Division et augmentation de la quantité de matière cellulaire, diminution de la taille des cellules; durée d'environ 8 heures à 17 °C (fig. 21, D à F).

Étape III - Formation de la blastula à la faveur du déplacement de la matière cellulaire; changement au niveau du rapport avec le sac vitellin. Durée d'environ 4 h 30 min à 17 °C (fig. 23, A).

Étape IV - Gastrula : déplacement et spécialisation de la matière cellulaire, formation du germe du corps de l'embryon; durée d'environ 12 heures à la température de 14 °C (fig. 23, B à E).

Étape V - Segmentation et formation du corps de l'embryon à la surface du sac vitellin; formation de 37 segments. Apparition des germes des yeux, des vésicules auditives, des capsules olfactives et des secteurs de l'encéphale; développement et disparition de la vessie. Durée d'environ 13 h 40 min à 14 °C (fig. 23, F à J).

Étape VI - Formation de l'extrémité arrière du corps de l'embryon. Séparation du tronc (moitié arrière) du sac vitellin et son redressement; battements du coeur et mise en place du système vasculaire. Développement des mouvements de l'embryon : au début (à 37 segments), l'embryon commence à se mouvoir par convulsions, puis il fait de légères flexions; à la fin du processus de séparation du tronc, il se retourne légèrement à l'intérieur de l'enveloppe. Durée de 24 heures à la température de 11 °C (fig. 25, A à G).

Étape VII - Redressement de la tête et séparation du sac vitellin; germes de la mâchoire inférieure et des nageoires pectorales; développement de la pigmentation des yeux et acquisition de la capacité à répondre à la lumière; augmentation du volume des capsules auditives et formation des germes des conduits semi-circulaires; apparition de la pigmentation le long de l'intestin. Acquisition de la capacité à nager et de se maintenir de façon permanente dans un état de flottabilité. La longueur de l'embryon passe de 3,66 à 6,62 mm. À la fin de l'étape, l'embryon sort de l'enveloppe et mène un mode de vie pélagique; il nage et tourne autour de l'axe de son corps. Durée de 3 jours à la température de 14 °C (fig. 26, A à C).

Étape VIII - Déplacement de la bouche vers l'avant, développement des mâchoires et de l'arcade branchiale. Brusque grossissement des capsules auditives, formation des canaux semi-circulaires et des crêtes sensorielles; acquisition de la capacité de percevoir la position du corps dans l'espace. Extention des nageoires pectorales et leur transformation

en organe de nage; rétrécissement du sac vitellin. Acquisition de la capacité à nager quelle que soit la position du corps, et ce sans tourner autour de l'axe du corps. Acquisition d'une réponse positive très nette à la lumière. L'étape se termine par le passage à la période de vie larvaire; à ce moment, les mâchoires et les arcs branchiaux deviennent mobiles, l'intestin peut transporter la nourriture, le sac vitellin disparaît. La longueur de l'embryon passe de 6,22 à 8,22 mm. Durée de l'étape - 3 à 4 jours à la température de 14 °C (fig. 27, A à C).

8. OEUFS ET PÉRIODE DE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DU HARENG DE LA BALTIQUE - PRINCIPALES PARTICULARITÉS

1. Les oeufs ne sont pas gros; leur diamètre va de 0,70 à 1,05 mm; le vitellus se présente sous forme de gros grains; la matière grasse, finement dispersée, se trouve entre les grains de vitellus. Les oeufs sont polyplasmatiques et la matière plasmatique est abondante.

2. L'enveloppe des oeufs est constituée de deux couches gluantes, avec des granules à l'intérieur; une fois que le volume de l'enveloppe a augmenté dans l'eau, les granules disparaissent (leur rôle n'est pas connu); le volume de l'enveloppe des oeufs fécondés augmente sous l'influence de l'eau, à peu près de la même façon que chez les oeufs de carpes phitophiles (le rapport entre le diamètre de l'enveloppe et le diamètre du sac vitellin varie entre 1,15 et 1,55).

3. Pour la plupart, les oeufs mûrs ne réagissent pas pendant longtemps à l'action de l'eau et ils y survivent plus de quatre jours (à la température moyenne de 13 °C). Ils conservent longtemps la capacité d'être fécondés, soit pendant les 4 premières heures de séjour dans l'eau et peut-être même plus longtemps.

4. Un certain nombre d'oeufs non fécondés sont activés par l'eau et se développent par la suite de façon particulière; nous observons alors, entre autres, un développement typiquement parthénogénétique qui donne des embryons et des larves difformes ou plus ou moins normaux. Les différences au niveau de la qualité des oeufs selon qu'ils proviennent de telle ou telle femelle se traduisent par la façon dont se développent les oeufs non fécondés activés.

5. La période embryonnaire, qui va de la fécondation à la disparition du sac vitellin, dure environ 11 jours (à une température moyenne de 13,2 °C). Le développement à l'intérieur de l'enveloppe dure 7 jours (temp. moyenne de 12 °C). Le développement à compter de la sortie de l'enveloppe jusqu'à la disparition du vitellus dure 4 jours (temp. moyenne de 15,8 °C).

6. Le développement à l'intérieur de l'enveloppe se déroule dans de bonnes conditions ambiantes d'aération; l'oeuf adhère aux plantes ou sur d'autres objets. Dès l'âge de 3 jours, les embryons commencent par leur comportement à l'intérieur de l'enveloppe à contribuer à l'amélioration des conditions de respiration (en se retournant, ils remuent l'eau sous l'enveloppe). Les conditions d'aération étant très bonnes, les organes

embryonnaires de respiration sont absents; pas d'érythrocutes.

7. Le développement à l'intérieur de l'enveloppe étant relativement long et s'effectuant dans de faibles conditions d'éclairage (soit à une profondeur de 4 à 9 mètres), le pigment n'apparaît que tard dans le tégument du corps - vers le 7e jour -, c'est-à-dire peu avant que l'embryon ne sorte de l'enveloppe; deux bandes apparaissent alors aussitôt le long de l'intestin (comme chez les embryons et les larves plus âgés et qui sont déjà mobiles).

8. Le pigment apparaît dans les yeux nettement plus tôt que sur les téguments du corps (le pigment noir se manifeste vers le 5e jour, avant le pigment jaune et la guanine); les embryons ne commencent toutefois à répondre à l'action des ondes lumineuses qu'au moment où ils sortent de l'enveloppe, ou même plus tard.

9. Les embryons sortent de l'enveloppe à un stade où ils ont acquis la capacité de nager et de mener de façon permanente une vie pélagique, c'est-à-dire lorsque les conditions suivantes sont remplies : la tête est redressée, le sac vitellin s'est rétréci, le corps s'est allongé (jusqu'à 6,62 mm) - ce qui lui confère une plus grande superficie -, les yeux sont sensibles à la lumière, etc.

10. Une fois libérés de leur enveloppe, les embryons entreprennent aussitôt une vie pélagique, et ce bien qu'ils ne soient pas pourvus d'un organe hydrostatique (goutte d'huile). Bordé d'un pli de nageoire impaire long et

large, leur corps allongé en forme de ruban, leur assure de très bonnes propriétés de nage. Il remplit également une autre fonction, soit la retombée vers le fond (elle est un peu plus lente que la remontée vers la surface) au repos. La durée déterminée des intervalles de repos et de mouvement (leur rapport est de 1,6 à 2) permet à la fois le mode de vie pélagique permanent dans les couches supérieures de la mer et le repos dans l'état passif qui est nécessaire pour économiser l'énergie.

11. En passant au mode de vie pélagique, les embryons acquièrent une réponse négative au contact et une réponse positive à la lumière.

12. La réponse positive à la lumière prend vite une forme précise : c'est elle qui oriente l'embryon la nuit et l'oblige à se maintenir à la surface de l'eau. C'est grâce à elle que les jeunes alevins quittent le lieu du frai. Elle reflète sans doute également d'autres particularités biologiques du hareng qu'il reste encore à éclaircir. Dans les conditions contrôlées, c'est-à-dire dans un aquarium doté d'un éclairage latéral, la réponse positive à la lumière se traduit par le fait que les jeunes alevins ne montent pas vers la surface.

13. Le passage à la vie mobile s'accompagne du développement accéléré des organes de sensation statique et de l'apparition du canal endylymphatique temporaire qui s'ouvre vers l'extérieur.

14. Étant donné qu'en sortant de l'enveloppe les embryons entament une vie pélagique, les conditions de respiration s'améliorent, mais les embryons ne possèdent pas d'organes de respiration ni d'érythrocytes.

9. PÉRIODE DE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

Nous ne savons pas encore si les harengs connaissent, comme d'autres poissons, une étape de nourriture mixte, c'est-à-dire une période où ils attrapent leur nourriture et l'assimilent avant que le sac vitellin soit disparu (dans les conditions artificielles, nous n'avons pu réussir à nourrir nos spécimens, que ce soit au cours des périodes les plus tardives de développement ou aux étapes de transition). L'examen des alevins pêchés en mer ne nous permet pas de répondre à cette question. En supposant qu'une telle étape existe dans leur vie, nous pouvons vraisemblablement y associer la larve illustrée à la fig. 28, A, qui possède un petit résidu du sac vitellin (ou peut-être encore celle, plus jeune, qui est présentée à la fig. 27, C). Il semble qu'elle peut déjà attraper et assimiler la nourriture, ce que confirme la structure de l'appareil de la bouche et de l'intestin. Cette étape, si elle existe, est très courte.

Dans les conditions contrôlées, les larves ne se nourrissent pas; une fois le sac vitellin résorbé, elles vivent encore quelque temps et continuent à se développer, leur longueur se raccourcissant quelque peu (dépourvues du sac vitellin, les larves d'autres espèces de poissons ne se nourrissent pas, elles non plus; elles dépérissent sans se raccourcir).

Une larve de hareng - 3 jours suivant la résorption du sac vitellin - est illustrée à la fig. 28, B (longueur - 7,95 mm). Par comparaison avec des larves beaucoup plus jeunes, nous constatons que sa bouche est plus longue et plus grande, donc beaucoup plus puissante; ses nageoires pectorales ont

grossi et elles sont mobiles, c'est-à-dire qu'elles se sont transformées d'organe natatoire passif en organe actif; cela permet à la larve de mieux nager et tourner pour attraper ses proies. Absence de feuillets dans les arcs branchiaux. La respiration se fait au moyen de toute la surface du corps (celle-ci est relativement grande en raison de la forme allongée du corps) et les arcs branchiaux mobiles n'interviennent que lorsqu'il s'agit d'attraper et d'avaler la nourriture. Le foie, très mince et très long, en raison de la forme allongée du corps, est déjà bien formé. Il se situe le long de l'intestin sur une longueur de 8 à 20 myotomes; la vésicule biliaire se trouve à son extrémité avant. Comme avant, les plis dans la moitié arrière de l'intestin ne sont pas volumineux; le secteur rectal se forme à l'arrière. L'estomac et la vessie natatoire sont encore inexistants. Vu de l'extérieur, l'aspect des yeux est resté comme auparavant. Les yeux sont très sensibles à la lumière; il est possible que le hareng commence à distinguer les objets à ce stade de développement.

Les circonstances ne nous ont pas permis d'étudier les étapes ultérieures du développement larvaire. Ci-après, nous présentons certains stades à partir de données sur la chaîne planctonique rassemblées par L. N. Lisivnenko.

Chez les larves de 14,5 mm, la forme de la queue change. De symétrique, elle devient hétérocerque ou asymétrique; la palette inférieure dépasse nettement la palette supérieure. À l'intérieur de la queue se dessinent les rayons squelettiques osseux et les éléments de supports. D'autres nageoires impaires, dorsale et anale, apparaissent; dans la nageoire

dorsale, nous observons l'apparition de rayons (pas dans la nageoire anale). Le pli de la nageoire impaire, qui est en train de disparaître sur le dos et la queue, subsiste encore à l'avant de l'anus, soit au niveau du ventre. Les nageoires ventrales sont encore absentes. Sur les mâchoires et au palais apparaissent des dents (fig. 29, A). Comme auparavant, l'intestin est droit, les plis augmentant toutefois dans la section arrière. Il est probable que se forment alors un conduit pneumatique et une vessie natatoire, mais cette dernière ne contient pas d'air. Dans la région avant inférieure de chaque capsule auditive apparaît une petite cavité qui communique avec la vessie natatoire; dans ces capsules, il y a peut-être de l'air. S'il en est ainsi, elles peuvent servir d'organe hydrostatique. Comme auparavant, les larves respirent surtout au moyen de la surface du corps. Les arcs branchiaux, dépourvus de feuillets, n'assurent pas la fonction respiratoire; l'opercule branchial est court et il recouvre à peine la base des deux arcs avant. Mais, à la surface intérieure de l'opercule branchial, nous observons l'apparition de branchies ophtalmiques (pseudobranchies) d'une très grande taille; elles desservent les yeux. La présence des pseudobranchies nous fait supposer qu'il existe déjà des érythrocytes dans le sang (à noter que les larves étudiées ne sont pas vivantes).

Chez les larves de 18 mm de long, la queue devient homocerque, tandis que la cavité entre les palettes est encore à l'état d'ébauche. Les lépidotriches apparaissent dans la nageoire anale, mais ils ne sont pas encore divisés. Il existe des ébauches à peine perceptibles de nageoires ventrales. Le pli de la nageoire préanale est encore là. Sur les arcs

branchiaux, excepté le premier qui est recouvert par l'opercule branchial, apparaissent les feuillets branchiaux (fig. 29, B). Ils sont en contact direct avec l'eau qui pénètre non pas par la bouche mais de l'extérieur (ils fonctionnent comme branchies extérieures). Les vésicules d'air dans les capsules auditives sont plus grandes; elles contiennent de l'air et servent d'organe hydrostatique. L'otolithe avant a grandi, celui de derrière est plus petit. La vessie natatoire est dépourvue d'air, et elle n'assure pas encore la fonction hydrostatique. Le conduit pneumatique n'est pas volumineux, la fonction digestive n'est pas remplie et l'intestin est inchangé. Le coeur se trouve loin derrière la ceinture scapulaire, dans la région abdominale.

Chez les larves de 20 mm (fig. 30), le corps a la forme d'un ruban (comme auparavant). Les germes des nageoires ventrales sont déjà significatifs. Ils se trouvent en dessous des 24^{e} et 25^{e} segments, soit à une distance de cinq segments à l'avant de la nageoire dorsale qui, elle, est située entre les 30^{e} et 38^{e} segments. Dans les nageoires dorsale et anale, les lépidotriches ne sont pas divisés et ils n'existent pas dans les nageoires paires. Comme auparavant, l'intestin est droit, sans noeud, les plis dans la partie arrière sont plus volumineux, le foie est long et mince et il occupe le même endroit. Rudimentaire, l'estomac sert uniquement de conduit pneumatique. La vessie natatoire est dépourvue d'air et les vésicules dans les capsules auditives servent d'organe hydrostatique. L'otolithe avant disparaît. Les feuillets branchiaux se ramifient et deviennent plus longs mais, tout comme auparavant, ils ne sont pas recouverts par l'opercule branchial; la respiration, extérieure, n'est pas assurée par la bouche.

Chez les larves de 29 mm, l'opercule branchial grossit, mais il reste qu'il ne recouvre pas les feuillets branchiaux (derrière les capsules auditives) qui sont encore plus longs et plus larges, et auxquels l'eau touche directement (fig. 31). La vessie natatoire est dépourvue d'air; seules les capsules auditives servent d'organe hydrostatique et les vésicules d'air qui s'y trouvent ont beaucoup grossi. Dans les nageoires pectorales apparaissent les lépidotriches; la palette charnue des nageoires pectorales, dont la taille était déjà considérable au stade précédent, a énormément grossi tant en longueur qu'en largeur, donnant aux nageoires une forme très particulière qui rappelle les nageoires de poissons crossoptérygiens. Ce développement extraordinaire de la palette charnue des nageoires pectorales tient à des particularités fonctionnelles non encore élucidées de ces nageoires qui découlent de la forme rubanée du corps ainsi que d'autres facteurs. Les nageoires pectorales ne forment pas de palette de ce type chez les larves d'aucune autre espèce de poissons osseux. L'intestin est déjà recouvert latéralement sur toute sa longueur par les myotomes; à l'arrière, le pli préanal se rétrécit, mais il est encore là. L'intestin a vraisemblablement déjà commencé à se restructurer (nous y reviendrons). Sur l'encéphale - et également sur la surface dorsale - apparaît la pigmentation (sur les flancs de la tête).

Au cours des stades de transition ultérieurs - ils mènent à la période de développement des alevins -, l'opercule branchial recouvre peu à peu tous les feuillets branchiaux et à travers la bouche s'établit une respiration typiquement branchiale. La vessie natatoire se remplit d'air et elle devient le principal organe de perception de la pression d'eau. Le foie se

déplace nettement vers l'avant, se raccourcit et s'épaissit (fig. 32, A et B), alors que le secteur arrière de l'intestin s'allonge vers l'avant et que le conduit pneumatique grossit pour se transformer en estomac capable de digérer la nourriture; à l'arrière de la base de l'estomac, l'intestin forme un noeud et des appendices pyloriques. Le résidu du pli préanal impair disparaît alors, le tronc devient plus grand de sorte que le corps perd complètement sa forme rubanée, la queue s'allonge un peu par rapport au tronc et la nageoire dorsale se déplace en avant au niveau des nageoires ventrales; il est possible que l'anus se déplace un peu vers l'avant, soit l'équivalent de trois segments, pour se situer sous le 42^{e} segment et non plus sous le 45^{e}, comme c'était le cas à l'état larvaire (à moins qu'il s'agisse là d'une variation individuelle). Les nageoires pectorales acquièrent la forme typique des poissons osseux : la palette charnue s'amenuise et se loge à la base, les lépidotriches s'allongent beaucoup, etc. Nous voyons donc que la période de développement larvaire chez le hareng de la Baltique se caractérise par nombre de particularités qui font qu'elle diffère totalement de la période analogue chez les autres poissons de la classe des ostéichtyens.

Parmi ces particularités, il convient de noter principalement les suivantes :

1. Durant la période larvaire, le corps des harengs croît de façon très significative, sa taille passant de 8 à 32 mm; c'est beaucoup plus que chez la plupart des autres espèces de poissons (par ex., la carpe croît de

7,7 à 17 mm; l'amour blanc* atteint 14,2 mm).

2. Tout au cours de cette période, le corps conserve la forme rubanée, ce qui détermine les particularités de la structure et du développement des systèmes d'organes.

3. Eu égard aux propriétés de nage - déterminées par la forme rubanée du corps -, la palette charnue des nageoires pectorales grossit considérablement (elle finit par ressembler aux nageoires de poissons crossoptérigiens).

4. La nageoire dorsale se développe derrière les nageoires ventrales, alors que chez les alevins et les poissons adultes, elle se situe devant les nageoires ventrales.

5. Comme le corps en forme de ruban et le mode de vie pélagique assurent de très bonnes conditions de respiration, les érythrocytes apparaissent très tard dans le sang, c'est-à-dire pas avant que les larves atteignent 14 mm de longueur; c'est pourquoi les larves ne développeront pas d'organes de respiration pendant longtemps encore.

6. Les branchies apparaissent tard, mais elles ne sont pas recouvertes par l'opercule branchial avant la fin de la période larvaire; elles fonctionnent comme des branchies extérieures, c'est-à-dire que l'eau y pénètre

---

* N.D.T. : Nom latin - Ctenopharyngodon idella.

directement de l'extérieur et non pas à travers la bouche.

7. La flottabilité des larves est assurée pendant longtemps par la forme rubanée du corps, et ce en l'absence d'un organe hydrostatique. Un peu plus tard - et jusqu'à la période de vie larvaire -, les vésicules d'air dans les capsules auditives servent d'organe hydrostatique; la vessie natatoire se remplit d'air et devient un organe hydrostatique seulement au moment du passage au stade d'alevin. Chez les autres espèces de poissons, le mode de vie pélagique commence par la formation d'un organe hydrostatique - goutte d'huile (éperlans, corégones, perches) ou vessie natatoire (carpes); la vessie se remplit d'air plus tôt, soit vers la fin de la période embryonnaire ou au tout début des stades larvaires, et les vésicules dans les capsules auditives ne contiennent pas d'air et ne remplissent pas la fonction hydrostatique.

8. Le foie, très allongé et très mince, se déplace notablement vers l'arrière et se situe le long de l'intestin sur une longueur de 10 à 13 segments. Ainsi, la partie avant n'est pas alourdie en apparence et elle n'entrave pas les mouvements ondulatoires du corps rubané, de sorte que les larves ont la liberté de mouvement voulue pour nager. Au moment du passage au stade d'alevin, le foie se déplace loin vers l'avant, et il devient à la fois plus court et plus gros (ce type de processus ne se constate pas chez d'autres espèces de poissons).

9. L'intestin des larves, suivant en cela la forme de leur corps, est long, droit, sans noeuds ou appendices pyloriques; la moitié arrière de l'intestin forme, à l'intérieur, des plis qui grandissent au fur et à mesure du développement de l'organisme.

10. L'estomac - il se forme au milieu de l'intestin en même temps que la vessie natatoire - est très petit; il s'ouvre à l'arrière sur la vessie natatoire et sert uniquement de conduit pneumatique, la fonction digestive n'étant pas encore remplie. Ce n'est qu'au moment de passer à la vie d'alevin que, pendant que s'opère un raccourcissement du foie, l'estomac s'allonge vers l'avant en même temps que le secteur correspondant de l'intestin, grossit énormément et devient un organe de digestion sans perdre pour autant la fonction de conduit pneumatique qu'il remplissait déjà. Chez les autres espèces de poissons, l'estomac se place plus à l'avant où se trouve le conduit pneumatique, et il assure déjà au stade larvaire la digestion qui est sa seule fonction; le conduit pneumatique apparaît sur l'oesophage devant l'estomac, fonctionne toujours de façon indépendante et ne remplit jamais la fonction digestive.

11. Outre le déplacement du foie et des secteurs correspondants de l'intestin et de l'estomac vers l'avant, le passage à la vie d'alvin donne lieu au déplacement vers l'avant de la nageoire dorsale (soit l'équivalent de 5 à 6 segments) et peut-être également de l'anus, aussi minime soit-il (équivalent de 2 à 3 segments).

10. CHANGEMENT DE LA FORME DU CORPS ET DÉVELOPPEMENT DE CERTAINS SYSTÈMES D'ORGANES

1) Développement de la forme du corps

Déjà dans la période embryonnaire de développement, plus précisément au moment du passage au mode de vie pélagique, le corps du hareng de la

Baltique acquiert une forme allongée et rubanée, spécifique à l'espèce (fig. 27, A à C). Le gros du corps est constitué par le tronc qui s'étend sur une longueur de 45 à 47 segments; la queue est très courte - 13 segments; le tronc est donc plus de trois fois plus long que la queue. Dans la période embryonnaire, la longueur relative de cette dernière est cependant moindre que ne l'exprime le rapport de segments, les segments de la queue étant en effet presque deux fois plus petits que ceux du tronc. À mesure que les larves se développent, la queue s'allonge du fait que la taille des segments de la queue s'alligne sur celle des segments du tronc; l'allongement de la queue est toutefois très peu significatif (fig. 28, A et B). Le corps conserve longtemps sa forme rubanée avec un tronc très long. Les larves - elles atteignent 20 mm de longueur -, chez lesquelles apparaissent déjà les nageoires ventrales, développent des rayons squelettiques osseux (lépidotriches); chez certaines d'entre elles, les nageoires et la queue deviennent homocerques tout en épousant la forme typique du corps en ruban (fig. 30). Ce n'est qu'après avoir atteint une longueur de 30 mm que le corps acquiert une forme et des proportions qui rappellent ceux des poissons adultes : les larves se transforment ainsi en alevins. Cette transformation s'exprime par le fait que le corps (le tronc) devient un tout petit peu plus haut et que la palette de la queue s'allonge sur l'équivalent de 2 à 3 segments aux dépends d'un raccourcissement du tronc (le tronc conserve entre 42 et 43 segments et la tête s'allonge pour atteindre 15 segments). Le rapport entre les nageoires dorsale et ventrale change également. Chez les larves, la nageoire dorsale se place derrière la nageoire ventrale entre les 30^{e} et 38^{e} segments (fig. 30). Lorsque celles-ci se transforment en alevins, la nageoire

dorsale se déplace vers l'avant au niveau du 25e segment, de telle sorte que ses rayons avant (ou sa limite avant) finissent par se trouver au-dessus des nageoires ventrales. Nous ignorons encore tout sur les mécanismes et les exigences fonctionnelles de ce déplacement.

Tous ces changements de la forme extérieure s'accompagnent de transformations au niveau des systèmes respiratoire et digestif et au niveau d'autres organes. Nous y reviendrons aux pages qui suivent.

La forme très allongée et rubanée du corps se traduit par une surface relativement grande et elle accroît le flottabilité des larves. Cela ralentit la vitesse de la retombée au repos, permet une économie d'énergie (mouvements), élimine la nécessité de retomber au fond pour les périodes de repos et donne les moyens de mener de façon permanente la vie pélagique.

La forme allongée et rubanée du corps détermine la façon dont les larves nagent. L'avance est réalisée par les oscillations ondulatoires de tout le corps; l'onde de progression se propage alors - sans être amortie - le long du corps de la queue à la tête. Comme le gros du corps est constitué chez les larves par le tronc (soit les 3/4 du corps) et que la queue est relativement courte, c'est le tronc qui accomplit le gros du travail de locomotion. Les larves nagent d'une façon très harmonieuse, souvent le flanc ou même le ventre tourné vers le haut. Chez nombre d'autres espèces de poissons qui ont un tronc moins long et une queue plus longue, le gros du travail de locomotion est assuré par la queue, et l'onde de progression

le long du tronc est complètement amortie; les larves se maintiennent pour la plupart en position verticale, le dos tourné vers le haut (elles ne nagent jamais un flanc tourné vers le haut).

On comprendra que nos observations ne portent que sur une partie des particularités de nage propres aux larves du hareng de la Baltique, particularités qui tiennent notamment à la forme du corps en ruban des sujets étudiés. Cette question mérite de faire l'objet d'une analyse en profondeur.

2) Évolution de la forme du corps et développement de la vessie natatoire

La forme allongée et rubanée du corps se traduit par une surface relativement grande, et elle assure la flottabilité; pendant longtemps, les larves peuvent évoluer ainsi sans que la vessie natatoire soit remplie d'air. Une fois remplie d'air, la vessie entrave la souplesse du tronc - c'est-à-dire qu'elle en affaiblit la puissance locomotrice - tout en fixant au plan vertical le centre de gravité et la position du corps, ce qui limite les possibilités de changer de position et de nager suivant d'autres plans.

Comme nous l'avons déjà remarqué, comparativement aux larves d'autres espèces de poissons, les larves du hareng de la Baltique savent bien nager; souvent, elles nagent un flanc ou le ventre tourné vers le haut, ce qu'elles ne pourraient toutefois faire si leur vessie natatoire était remplie d'air.

La forme rubanée du corps fait que la présence d'une vessie natatoire pleine d'air servant d'organe hydrostatique serait à ce moment là superflue et que, par certains côtés, elle aurait même des effets négatifs. C'est ainsi que nous expliquons le fait qu'elle se développe de façon particulière chez le hareng de la Baltique (et dans la famille des clupéidés en général). Chez la plupart des autres espèces de poissons (carpe, saumon et autres), les périodes embryonnaire et larvaire sont caractérisées par un corps d'une forme ordinaire (non rubanée); la queue est plus longue et la vessie natatoire se développe et se remplit d'air très tôt, soit déjà au moment où prend fin la période embryonnaire (et où il reste encore du vitellus). C'est chez les perches et les corégones seulement - qui ont dès le départ une grosse goutte d'huile qui tient lieu d'organe hydrostatique - que la vessie natatoire se développe et se remplit d'air plus tard, soit peu après la disparition du vitellus mais encore en présence de la goutte d'huile.

Grâce à la forme rubanée du corps, les embryons du hareng de la Baltique sont à même de mener un mode de vie pélagique dès leur sortie de l'enveloppe, et ce sans aucun organe hydrostatique.

À mesure que le sac vitellin se résorbe et que corps s'allonge, la capacité à nager croît. Dans leur période de vie larvaire, ce sont des nageurs encore plus accomplis et qui se passent d'un organe hydrostatique spécial. Par contre, les embryons des poissons dont la forme du corps est différente et qui n'ont pas d'organe hydrostatique à la sortie de l'enveloppe (par ex., les carpes) mènent une vie peu mobile jusqu'au moment où la vessie natatoire se remplit d'air. Dès leur sortie de l'enveloppe, les embryons de corégones et de perches entreprennent un mode de vie pélagique et ils

ont une grosse goutte d'huile qui sert d'organe hydrostatique. À mesure que cette goutte d'huile se résorbe, les larves nagent avec de plus en plus de difficulté; celles qui, pour une raison ou une autre, ne parviennent pas à substituer une vessie natatoire remplie d'air à la goutte d'huile se développent par la suite de façon anormale et finissent habituellement par périr.

Pour toutes ces raisons, la vessie natatoire se forme et se remplit d'air très tard chez le hareng.

Chez les larves d'une longueur d'environ 8 mm (début de la période larvaire), le germe de la vessie natatoire n'existe même pas encore. Nous n'avons pas pu déterminer à quel moment précis ce germe se formait. Chez les larves d'environ 15 mm, la vessie natatoire est déjà en place. Elle longe toute la cavité du corps; à l'avant, elle se dédouble et pénètre dans les capsules auditives où elle se termine en cul-de-sac telles deux petites vésicules réparties sur la section avant inférieure des capsules, à la limite même du conduit horizontal semi-circulaire (fig. 29, A et B). C'est à ce stade que l'air pénètre pour la première fois dans la vessie natatoire.

En aquarium, il arrive souvent que les larves, qui commencent à se nourrir mais n'ont pas encore de vessie natatoire, avalent des bulles d'air qui remplissent leur intestin. En apparence, cela se fait à leur insu pendant qu'elles cherchent leur nourriture (elles ne distinguent pas encore les objets). Ces bulles d'air entravent les mouvements et les larves,

impuissantes, se tordent dans toutes sortes de positions non naturelles, par exemple, la tête tournée vers le bas. Un grand nombre d'entre elles épuisent ainsi inutilement leurs réserves d'énergie, ne peuvent se nourrir et finissent par périr.

Comme nous l'avons indiqué, l'air commence à pénétrer dans la vessie natatoire lorsque les larves atteignent une longueur d'environ 15 mm. Il ne remplit pas d'emblée toute la vessie, occupant d'abord seulement l'extrémité avant de celle-ci qui se présente sous forme de deux petites vésicules (une dans chacune des capsules auditives). Disposées avec symétrie, ces vésicules allègent l'extrémité de la tête en grossissant et en devenant plus volumineuses, et elles contribuent ainsi, au même titre que les nageoires pectorales qui deviennent de larges palettes, au maintien de la tête à l'horizontale. Le corps rubané conserve toutefois ses qualités pour ce qui est de la nage et de la puissance locomotrice. Comme la présence d'air dans la vessie natatoire au niveau du tronc aurait des effets perturbateurs, les secteurs en question en sont totalement dépourvus et les parois y sont soudées. Nous n'avons pu établir comment la vessie natatoire se remplit d'air au niveau des capsules auditives proprement dites, ni sur quels stades (ou à quel stade) cela se produit.

Chez les larves rubanées plus âgées, parallèlement à l'augmentation du volume et du poids de la tête, nous assistons au grossissement des vésicules d'air dans les capsules auditives, ce qui fait croître l'équilibre hydrostatique des sujets en conséquence. Pour satisfaire aux exigences locomotrices, la vessie natatoire reste vide dans l'ensemble du secteur du tronc (fig. 30).

Les nageoires pectorales grandissent beaucoup, elles aussi. Leur palette charnue grossit énormément et finit par ressembler aux nageoires de poissons crossoptérygiens (fig. 31). À notre connaissance, il n'existe pas de phénomène semblable chez les larves d'autres espèces de poissons osseux.

La vessie natatoire au niveau du secteur du tronc ne se remplit d'air qu'au moment du passage à la vie d'alevin où changent les proportions des différentes parties du corps et le rôle locomoteur qu'elles jouent; la queue devient alors relativement longue et se transforme en principal organe de locomotion, le tronc se raccourcit passablement et croît en hauteur (il devient moins souple), la nageoire dorsale se déplace vers l'avant dans la région des nageoires ventrales, les nageoires pectorales s'amenuisent, etc. Bref, toutes les propriétés de nage sont modifiées : les harengs nagent désormais plus vite, et ils peuvent virer brusquement; ils se tiennent pour la plupart à la verticale, le dos tourné vers le haut, et ils nagent le plus souvent le flanc ou le ventre tourné vers le haut. La vessie natatoire pleine d'air est alors un organe d'une nécessité vitale.

En résumé, les harengs se distinguent des autres espèces par les traits suivants : en raison de la forme rubanée de leur corps, la vessie natatoire apparaît à un moment très avancé de la période larvaire; la fonction d'organe hydrostatique est assurée par les vésicules d'air dans les capsules auditives, particularité qui ne s'observe pas par ailleurs; la vessie natatoire au niveau du secteur du tronc se remplit d'air très tardivement, soit au moment du passage à la période de vie d'alevin.

La présence de vésicules d'air caractérise probablement tous les représen-

tants de la famille des clupéidés. Les vésicules d'air dans les capsules auditives ont été constatées d'abord chez les larves du "tyulka" de la mer Noire par V. I. Vladimirov en 1950. En 1953, il en observait chez les larves des clupéidés du Danube et il expliqua leur rôle fonctionnel. D'après les résultats qu'il obtint, les vésicules d'air apparaissent dans les capsules auditives lorsque le corps des larves atteint 9,5 mm de long (moment où s'amorce la formation des nageoires dorsale et caudale); la vessie natatoire se remplit d'air très tardivement, soit après la transformation des larves en alevins. Les vésicules d'air dans les organes auditifs servent d'organe hydrostatique (elles soutiennent la tête relativement lourde des larves pendant la nage). V. I. Vladimirov observa également que les larves dont les vésicules d'air disparaissent (quelle qu'en soit la raison) ont tendance à tenir leur tête inclinée vers le bas au repos.

3) Développement du système respiratoire

Les oeufs du hareng de la Baltique, déposés sur les plantes et d'autres objets, bénéficient de toute évidence de très bonnes conditions d'aération, comme en témoignent les particularités du développement des systèmes respiratoire et circulatoire. Comme nous l'avons déjà mentionné, le coeur apparaît chez les embryons dès qu'ils ont 37 segments, soit au moment où se met en branle le processus par lequel la partie arrière du tronc se sépare du sac vitellin (fig. 25, E). Chez les embryons qui possèdent 45 segments et dont la partie arrière du tronc est déjà séparée du sac vitellin (fig. 25, F), le coeur produit déjà entre 60 et 74 battements à la minute,

propulsant dans les vaisseaux un liquide qui est dépourvu d'érythrocytes; très rarement, ces vaisseaux transportent des corps isolés, ce qui permet néanmoins d'étudier la disposition des principales artères. Le système comprend seulement une aorte dorsale et une veine subintestinale. L'aorte dorsale s'étend de la tête jusqu'à l'extrémité anale de l'intestin, d'où elle se dirige vers le bas pour se transformer en veine subintestinale. Celle-ci s'étend vers l'avant le long de l'intestin jusqu'au sac vitellin; là, elle passe par devant, sous la face inférieure de celui-ci et se jette dans le coeur qu'elle remplit de liquide. Elle en ressort comme aorte dorsale en empruntant l'unique vaisseau viscéral, soit l'arc mandibulaire de l'aorte. Absence de vaisseaux segmentaires ou autres. À mesure que le corps croît en longueur, l'aorte s'allonge aussi, le pouls s'accélère pour atteindre 120 battements à la minute et l'embryon se retourne de plus en plus énergiquement, ce qui améliore les conditions de respiration. Aucune autre modification essentielle ne se constate dans le système circulatoire; comme auparavant, il est dépourvu d'érythrocytes et il ne forme pas de vaisseaux segmentaires, la fonction respiratoire étant remplie par les ramifications dermiques périphériques. L'absence, pendant une période passablement longue, d'érythrocytes et de ramifications dermiques respiratoires au niveau du système vasculaire indiquent que la teneur en oxygène au fond de la mer est très favorable au développement des oeufs.

Dès la sortie des embryons de l'enveloppe, les conditions de respiration s'améliorent encore. Ceux-ci mènent alors un mode de vie pélagique loin du fond où ils sont exposés à des courants d'eau fraîche et bien aérée. Ils s'allongent beaucoup et prennent la forme d'un ruban, ce qui fait croître

la superficie du corps et rehausse les conditions de respiration. Bien qu'ils aient des besoins accrus en oxygène, les embryons peuvent donc se contenter, comme auparavant, de respirer au moyen de la surface de leur corps seulement; ils n'ont pas encore besoin d'organes de respiration. Leur système vasculaire ne forme pas de ramifications respiratoires subdermiques périphériques. Il comporte uniquement les vaisseaux principaux, soit l'aorte dorsale et la veine subintestinale qui transportent un liquide dépourvu d'érythrocytes. Les modifications dans le système circulatoire à la fin de la période embryonnaire se résument à ceci : l'aorte dorsale pénètre partiellement dans la queue; le vaine intestinale, plutôt que de passer par en bas sur le sac vitellin après la formation du foie, se jette dans le foie; celui-ci est relié au coeur par la veine du foie qui passe sur la face supérieure du sac vitellin (fig. 27, C).

Les conditions d'aération étant très bonnes, l'embryon n'a pas encore besoin d'organe embryonnaire de respiration; au contraire, il doit plutôt se défendre contre l'excès d'oxygène, ce qui se manifeste par l'absence d'érythrocytes dans le sang et par la façon dont se développe l'appareil branchial. Les ouvertures et les arcs branchiaux sont déjà très nets chez les embryons de 7,48 mm de long (fig. 27, A); à l'avant, ils sont très légèrement recouverts par l'opercule branchial, mais nous ne constatons pas encore le germe des feuillets branchiaux, et ceux-ci ne remplissent pas encore la fonction respiratoire. Aux étapes suivantes de développement, leur taille augmente un peu (fig. 27, B et C). Au moment du passage à la période de vie larvaire, les arcs branchiaux s'allongent; ils deviennent mobiles et ils interviennent dans le processus par lequel la bouche s'ouvre

pour saisir la nourriture - ils participent donc au processus d'alimentation mais ne remplissent pas la fonction respiratoire, les feuillets branchiaux étant encore absents (fig. 28, A et B).

Ainsi, à la faveur de très bonnes conditions d'aération, nous constatons ce qui suit : seuls les vaisseaux de la tête et du tronc se développent; le sang est dépourvu d'érythrocytes; la respiration est assurée par la surface du corps seulement, sans que des organes embryonnaires de respiration (qui d'ailleurs n'existent pas) y participent; les branchies - en formation - n'interviennent pas pour satisfaire aux besoins respiratoires de l'organisme.

Comme les larves mènent une vie pélagique et qu'elles possèdent un corps en forme de ruban dont la superficie est relativement grande, elles assurent pendant très longtemps leur respiration par la surface du corps; elles n'ont donc pas besoin d'organe de respiration ni, par conséquent, de globules dans le sang. Chez les larves de 14,5 mm (fig. 29, A), nous constatons l'absence d'érythrocytes; les arcs branchiaux ne sont pas encore recouverts par l'opercule branchial et ils ne sont pas munis de feuillets branchiaux - ils servent d'organe de saisie de la nourriture et non pas d'organe de respiration.

Au fur et à mesure que les larves croissent, la superficie relative du corps diminue, de telle sorte que les conditions de respiration se détériorent peu à peu. C'est pourquoi, lorsque leur corps atteint une taille bien déterminée, il devient indispensable pour les larves de se

doter d'organes de respiration, indépendamment du fait qu'elles mènent - tout comme auparavant - un mode de vie pélagique et que leur corps a la forme d'un ruban. En effet, dès qu'elles atteignent 18 mm de longueur, nous observons la formation, sous forme de tubercules, des arcs branchiaux et des feuillets branchiaux (fig. 29, B). Les opercules branchiaux, comme auparavant, ne sont pas grands et ne recouvrent que la partie avant des arcs branchiaux qui sont directement exposés à l'eau. Nous ignorons s'il y a déjà des érythrocytes dans le sang.

À mesure que le développement progresse, les feuillets branchiaux se ramifient, s'allongent et jouent un rôle de plus en plus important dans la respiration. Toutefois, tant qu'ils ne sont pas recouverts par l'opercule branchial, ils fonctionnent en tant que branchies extérieures (fig. 30) exposées directement à l'eau. L'eau ne peut pénétrer à travers la bouche, puisque l'opercule branchial, non encore développé, n'est pas à même de la pomper. Chez les larves de 29 mm de longueur, les branchies ressortent encore vers l'extérieur et servent d'organe extérieur de respiration, et ce bien que l'opercule branchial soit déjà très avancé (fig. 31).

C'est seulement au moment du passage à la vie d'alevin que l'opercule branchial finit par recouvrir complètement les feuillets branchiaux (le corps a alors une longueur d'environ 30 mm). À ce stade, ceux-ci remplissent déjà la fonction qui est la leur chez le poisson adulte; l'eau est pompée par la bouche par l'action de l'opercule branchial.

La forme rubanée du corps a également une incidence sur la façon dont se développe le coeur. Le germe du coeur - sur le sac vitellin - se trouve dans la région de la tête et il se loge, pendant la période embryonnaire, devant les nageoires pectorales et la ceinture scapulaire, tout comme c'est le cas chez d'autres espèces de poissons (fig. 25 à 28). Par contre, dans la période de vie larvaire, plus précisément au moment où le caractère étroit et rubané de la forme qu'épousent le corps et la tête est à son maximum, il ne reste plus de place pour le coeur devant la ceinture scapulaire, et ce bien que son rôle fonctionnel se soit accru depuis. Il commence à grossir vers l'arrière, dans la cavité du corps, pour s'étendre sur l'équivalent de 3 à 4 segments derrière la ceinture scapulaire, déterminant par là même l'emplacement du foie (fig. 32, B). La croissance du coeur vers la cavité du corps, à l'arrière de la ceinture scapulaire, ne se constate chez aucune des espèces de poissons dont le corps n'est pas rubané - à la différence des harengs - pendant la période larvaire.

Ainsi, grâce aux conditions de respiration très favorables qui tiennent au milieu ambiant et aux propriétés des embryons et des larves (mode de vie pélagique, corps en forme de ruban), le système respiratoire se développe de façon très particulière chez le hareng de la Baltique. En effet, et les embryons - et ce qui est plus étrange - et les larves sont dépourvus pendant longtemps d'organes de respiration, celle-ci étant assurée au moyen de la surface du corps seulement; les érythrocytes apparaissent très tard, soit vers la fin de la période larvaire; les branchies, elles aussi, commencent à servir d'organes de respiration seulement dans les stades

tardifs du développement larvaire, n'étant pas recouvertes par l'opercule branchial et tenant lieu de branchies extérieures au départ. Le mécanisme branchial typique de respiration ne se développe que très tardivement, soit au moment du passage à la vie d'alevin où la longueur du corps atteint 30 mm.

Il semble que ces particularités du développement du système respiratoire sont propres à toutes les espèces de la famille des clupéidés (dont peut-être aussi les éperlans), chez lesquelles le corps des larves pélagiques a une forme très allongée et rubanée.

Quant aux larves pélagiques des espèces dont le corps est plus court et non rubané et qui vivent dans des conditions de respiration de moindre qualité, les érythrocytes et les branchies se développent beaucoup plus tôt, soit déjà au début de la période larvaire.

Tout en assurant de très bonnes conditions de respiration au niveau de l'organisme en général, le corps en forme de ruban et le mode de vie pélagique ne sont pas susceptibles de permettre aux larves de se procurer l'oxygène nécessaire aux yeux. Organe à l'organisation et au fonctionnement complexes, les yeux ne peuvent, à eux seuls, assimiler à même l'eau tout l'oxygène dont ils ont besoin (à la différence des téguments du corps), du fait que leur cornée n'est pas adaptée pour ce faire. Pour parer à cette carence, les larves développent assez tôt des pseudobranchies dont le rôle est d'alimenter en oxygène les yeux (rappelons-nous que les branchies proprement dites - elles desservent l'ensemble de l'organisme - apparaissent tardivement). Elles atteignent

une taille importante chez les larves de 14,5 mm, sur les arcs branchiaux desquels les feuillets branchiaux sont encore absents (les pseudobranchies ne sont pas présentées à la fig. 29). C'est seulement beaucoup plus tard que l'importance des pseudobranchies diminuera à mesure que se développe la fonction respiratoire des branchies proprement dites.

4) Développement de l'intestin

Nous apercevons le germe de l'intestin dès que sont formés 45 segments et que la partie arrière du tronc se détache du sac vitellin jusqu'au niveau du 18^{e} segment (fig. 25, F). L'extrémité arrière (anale) de l'intestin se loge sous le 45^{e} myotome (nous voyons donc que le germe - tout comme le tronc - est très long). Comme nous l'avons mentionné plus haut, aux stades antérieurs de développement, la vésicule de Kupfer se déplace, au cours du processus de croissance du germe entodermique de l'intestin, vers l'arrière pour atteindre la région entre le 35^{e} et le 40^{e} segment où elle finit par disparaître. L'extrémité anale de l'intestin apparaît alors derrière l'endroit où disparut la vésicule de Kupfer (sur une longueur de 5 à 10 segments). Cela indique qu'à la suite de la disparition de la vésicule de Kupfer, le germe entodermique de l'intestin se développe un certain temps vers l'arrière.

Le germe du foie apparaît au moment où prend fin le processus par lequel le tronc se sépare du sac vitellin. Il se loge sur le dessus du sac vitellin au niveau du 8^{e} myotome et par son aspect, il ressemble à une petite formation ronde (fig. 25, G).

L'intestin s'allonge au fur et à mesure de la croissance du tronc. Il se loge sous les myotomes, et il ressemble à une étroite et longue formation correspondant à la forme rubanée du corps; (il n'empêche pas ce dernier d'effectuer les mouvements ondulatoires de nage - fig. 27, A à C, fig. 28, A et B). Le foie grandit également et il subit des modifications qui tiennent à la forme rubanée du corps : plutôt que de se transformer en une masse épaisse et ronde qui aurait élargi la cavité du corps (comme c'est le cas chez les espèces de poissons à tronc court), il grossit vers l'arrière le long de l'intestin et finit par se transformer en une masse à la fois très longue et très étroite; il adhère étroitement à l'intestin et s'étend le long de celui-ci sur une longueur de 8 à 13 segments (tabl. 17, voir la fig. 27, A à C). L'emplacement et la forme du foie, déterminés par la forme rubanée du corps, n'entravent pas les mouvements de ce dernier ni la nage.

Au début de la période larvaire, nous distinguons des secteurs dans l'intestin. Celui-ci est une formation droite, étroite, longue et dépourvue de noeuds (fig. 28, A et B). Les parois intérieures du secteur avant, qui s'étend jusqu'au 20^{e} segment environ et sur une bonne longueur le long du foie, sont très lisses et sans plis. Le secteur arrière s'étend sur 25 segments (jusqu'au 45^{e} segment) derrière le foie. Il est un peu plus large que le secteur avant, et son ouverture est plus grande; sa paroi interne forme souvent de petits plis. L'estomac et les appendices pyloriques sont encore absents.

Dans l'intestin se produisent des mouvements péristaltiques. Chez les larves qui ne réussissent pas à saisir la nourriture, des gouttelettes de

grosseur égale apparaissent dans la partie arrière de l'intestin (fig. 28, A). Les contractions expulsent petit à petit ces gouttelettes à l'extérieur, où celles-ci se décomposent rapidement. L'origine et la fonction de ces gouttelettes ne sont pas connues.

De façon générale, la structure susmentionnée de l'intestin - fonction de la forme en ruban du corps - se conserve longtemps. Chez les larves qui atteignent 20 mm de long, l'intestin est (comme avant) mince, droit et dépourvu de noeuds, et sa partie latérale n'est pas recouverte par les myotomes. Le foie est très fin et long et il s'étend sur 10 segments (fig. 30, voir aussi le tabl. 17). Toutefois, chez d'autres larves, nous constatons des changements dans l'intestin à un stade plus précoce. En effet, à mesure qu'elles grandissent, le nombre de plis augmente dans la partie arrière de l'intestin, et la surface d'absorption de celui-ci croît en conséquence. Une autre modification essentielle tient à l'apparition de l'estomac, mais nous n'avons pu déterminer à quel moment précis celui-ci se formait. Il apparaît probablement, en même temps que la vessie natatoire, chez les larves dont la longueur atteint environ 13-14 mm. Chez les larves de 18 mm, l'estomac est encore très petit (fig. 32, A); c'est une formation mince et courte (sa longueur correspond à la largeur de 2 segments). À l'avant, il s'écarte de la paroi supérieure de l'intestin au niveau de l'extrémité arrière du foie (soit à peu près au niveau du 20^{e} myotome); de là, il s'étend quelque peu vers l'arrière (par en haut) où il se jette dans la vessie natatoire. Comme il n'intervient pas encore dans le processus digestif, les particules de nourriture n'y pénètrent pas. Il semble que sa fonction consiste pour le moment à acheminer vers la vessie natatoire des

bulles d'air qui se logeront par la suite dans les vésicules auditives. En supposant que tel est le cas, l'estomac sert à ce stade, du point de vue tant morphologique que fonctionnel, de conduit pneumatique à la vessie natatoire.

La restructuration fondamentale des organes de digestion se produit lorsque les larves se transforment en alevins et le corps atteint une longueur de 30 mm; la queue s'allonge alors en conséquence, sa puissance locomotrice augmente, le tronc pousse en hauteur et il s'épaissit, devenant par là même moins rubané et aussi moins souple. Eu égard à ces changements au niveau des proportions du corps, la structure antérieure de l'intestin, dont la surface d'absorption devient insuffisante, ne convient plus à l'organisme. La restructuration se manifeste notamment par le fait que le secteur avant de l'intestin (dépourvu de plis entre la ceinture scapulaire et l'extrémité arrière du foie) se raccourcit de moitié : s'étendant auparavant vers l'arrière sur 18 segments, à partir de la ceinture scapulaire, il recule pour s'étaler sur seulement 9 segments (fig. 32, B; voir le tabl. 17). Nous n'avons pu établir par quels moyens mécaniques ce processus de raccourcissement est mis en branle et mené à bonne fin.

Le raccourcissement de la partie avant de l'intestin s'accompagne de changements notables dans la position et la forme du foie auquel celui-ci est directement relié. Le fois se déplace vers l'avant en direction de la ceinture scapulaire sur l'équivalent de 5 segments, si bien que sa limite avant se situe désormais sous le 6^{e} et non, comme avant, sous le 11^{e} segment (tabl. 17).

Simultanément, le foie perd sa forme longue et étroite qui tient à la forme rubanée du corps; il se raccourcit alors et, en même temps, il grossit beaucoup : s'étendant sur une longueur de 10 à 13 segments à l'état larvaire, il ne couvre, après avoir grossi, que 6 segments. Pendant que le foie et le secteur avant de l'intestin se déplacent vers l'avant et se raccourcissent, le secteur arrière de l'intestin s'allonge vers l'avant pour occuper la place ainsi libérée. En gagnant ainsi entre 6 et 10 segments, de 25 segments qu'il occupait jusqu'alors à l'avant de l'anus, il finit par s'étendre sur une longueur de 31 à 35 segments.

Pendant que son secteur lisse (avant) se raccourcit et que son secteur à plis (arrière) s'allonge, l'intestin perd sa forme droite. À la hauteur de la ligne de démarcation entre les 2 secteurs, soit dans la région située immédiatement derrière le foie, se forment des courbes (ou noeuds) semi-circulaires qui allongent davantage l'intestin. Immédiatement derrière la courbure qui vient de se former, apparaissent les appendices piloryques.

Parallèlement à ces développements, nous assistons à la restructuration de l'estomac. Le déplacement vers l'avant du secteur de l'intestin situé à proximité de l'extrémité arrière du foie met en branle un processus par lequel l'estomac s'écarte de ce dernier. La base de l'estomac se déplace ainsi vers l'avant. L'estomac s'allonge alors, et ce sur toute sa longueur : de 2 segments qu'il longeait auparavant, il s'étend désormais sur 12 segments (fig. 32, B). Il change également de forme. Alors qu'il ressemblait jusqu'alors à un conduit étroit et court, il prend maintenant la forme d'un sac large et volumineux se rétrécissant à son extrémité

arrière qui communique, comme avant, avec la vessie natatoire. Nous voyons donc que l'estomac grossit et s'allonge de la même façon que la partie correspondante de l'intestin, pour s'étendre vers l'avant du 20e au 11e segment dans la région libérée par le raccourcissement du foie. L'extrémité arrière de l'estomac - elle donne sur la vessie natatoire - conserve sa position première au niveau des 22e et 23e segments. Le rôle fonctionnel de l'estomac change. Les modifications marquées de ses dimensions (longueur, largeur et volume) font en effet qu'en plus de servir de conduit pneumatique par lequel l'air s'achemine dans la vessie natatoire, il contient désormais de la nourriture et participe à sa digestion.

Comme nous l'avons dit, cette restructuration de l'intestin tient au changement de la forme du corps et, en particulier, à la puissance locomotrice accrue de la queue. Chez les larves dont le corps est rubané et où le gros du travail de locomotion est accompli par le tronc, la queue est relativement courte. Elles n'ont donc pas besoin d'un foie épais et court et d'un estomac volumineux, puisque ces organes diminuent à la fois la souplesse du tronc et la capacité à nager.

Toutes ces modifications de la structure de l'intestin pourraient bien, croyons-nous, être liées non seulement au changement de forme du corps mais également au changement du type de nourriture et des moyens utilisés pour l'attraper. Toutefois, cette corrélation n'est pas encore établie.

En résumé, le développement de l'intestin chez le hareng de la Baltique se présente essentiellement ainsi :

1. Au début de la période larvaire, l'intestin est droit, mince et long, conformément à la forme rubanée du corps; la partie arrière contient à l'intérieur des plis qui augmentent la surface digestive de l'intestin, mais l'estomac et les appendices pyloriques sont absents; également très long et mince, le foie se situe derrière la ceinture scapulaire, entre les 11e et 22e segment.

2. Lorsque l'estomac apparaît, il conserve longtemps l'aspect d'une excroissance courte et mince de la paroi supérieure de l'intestin qui communique avec la vessie natatoire et sert de conduit pneumatique seulement.

3. Au moment du passage à la vie d'alevin - lorsque le corps perd sa forme rubanée -, le foie se raccourcit de façon très marquée, grossit et se déplace vers l'avant pour se situer entre les 6e et 11e segments. Parallèlement, le secteur de l'intestin relié au foie se raccourcit aussi, si bien que sa partie arrière s'étend en conséquence vers l'avant. À la hauteur de la ligne de démarcation entre ces 2 sections, l'intestin forme une courbure semi-circulaire, derrière laquelle apparaissent les appendices pyloriques. L'estomac s'élargit beaucoup et s'allonge vers l'avant; désormais, en plus de remplir la fonction de conduit pneumatique, il sert également d'organe de digestion.

N'ayant pu étudier de près l'alimentation des harengs au cours de la période larvaire, nous ne saurions établir la relation entre l'alimentation en ce qu'elle a de particulier et le développement de l'organisme. Nous ne

savons pas encore à quel moment précis les harengs commencent à se procurer la nourriture extérieure, ni de quoi se nourrissent les larves de 7 à 20 mm de longueur.

Nous savons que l'espèce Clupea harengus L., qui est proche du hareng de la Baltique, passe à la nourriture extérieure lorsqu'elle contient encore une certaine quantité de vitellus. À ce moment, elle se nourrit de diatomées, de larves de balane et d'Artemia salina (P. Soleim, 1942). Chez le hareng de la baie de Plymouth, les larves de 7,5 à 12 mm se nourrissent de diatomées (Coscinodiscus) et d'algues péridiniennes, d'infusoires (Tintinnopsis sp.), d'oeufs et nauplius de copépodes, d'Harpacticoïda, de larves de lamellibranches, de balanes, de gastropodes et d'autres crustacés (Lebour, 1921).

Nous pouvons supposer qu'au stade de développement correspondant, les larves du hareng de la Baltique se nourrissent, elles aussi, de ce type d'organismes. D'après les données de E. N. Bokova (1953), les larves de 21 à 31 mm de long se nourrissent de larves de mollusques lamellibranches et de crustacés (balanes, Eurytemora et copépodes). Les alevins de 25 à 40 mm se nourrissent principalement de jeunes copépodes, et également de nauplius, d'Acartia, d'Eurytemora, de Cyclopoidea et de Bosmina; les jeunes poissons de 40 à 100 mm se nourrissent avant tout d'Eurytemora, de Bosmina, de Cyclopoidea, de calanes, etc., mais ils ne dévorent pas les jeunes copépodes ni les nauplius. "Chez les alevins de 100 à 120 mm, la nourriture comprend, en plus d'Eurytemora, de calanes et d'autres formes planctoniques, des organismes plancto-benthiques (mysidacés, isopodes) : il

semble donc que c'est à cette période que se produit le passage à la nourriture caractéristique du hareng adulte, dont le régime comporte 52 % (proportion massique) de mysidacés, 20 % d'amphipodes et 17 % d'organismes planctoniques" (Bokova, 1953).

5) Développement de la pigmentation

Le pigment noir apparaît relativement tard dans le corps du hareng de la Baltique, soit peu avant l'éclosion - à l'âge de 7 jours (à 14 °C) -, lorsque les embryons ont 7 mm de longueur (fig. 26, C). Ces embryons nagent déjà et ils ne tournent pas autour de l'axe de leur corps. Les mélanophores sont relativement peu nombreux, ils se placent sur le tronc sous forme de bandes typiques qui longent de part et d'autre le corps à la hauteur de l'intestin; plus précisément, ils vont de l'extrémité arrière du sac vitellin à l'anus. La moitié avant de cette bande s'étend le long de la paroi supérieure de l'intestin, à côté des myotomes, jusqu'à l'extrémité du foie et même plus loin; l'autre moitié de la bande descend et s'étend vers l'arrière le long de la paroi inférieure de l'intestin, en dessous du bord des myotomes. Quelques mélanophores apparaissent également dans la partie arrière de la queue, soit en dessus et en dessous de la corde dorsale. Le reste du corps ainsi que le sac vitellin sont tout à fait transparents et dépourvus de pigments; ce n'est qu'un peu plus tard qu'apparaissent 1 ou 2 mélanophores devant le sac vitellin, dans la cavité péricardiaque (fig. 27, A à C).

Les larves conservent longtemps le dessin pigmentaire en forme de bandes,

et ce sans que celui-ci subisse de modifications notables. Lorsque les larves atteignent une longueur de 20 mm et que la queue acquiert sa forme homocerque typique (fig. 30), elles sont encore tout à fait transparentes, et le pigment ne se dessine que le long de l'intestin et au niveau de la queue. Des changements se produisent au niveau de la partie avant de la bande pigmentaire qui longe la paroi supérieure de l'intestin. Celle-ci ne se termine pas maintenant derrière le foie (à l'endroit d'où part la bande inférieure qui mène vers l'anus le long de la paroi inférieure de l'intestin); désormais, la bande supérieure s'étend également vers l'arrière jusqu'à l'anus, parallèlement à la bande inférieure, et elle est recouverte de myotomes sur toute sa longueur à l'arrière du foie (alors que tel n'est pas le cas de la bande inférieure). La quantité de cellules pigmentaires dans la queue augmente un peu, celles-ci se situant principalement à la base de la nageoire caudale. À noter que les vésicules d'air dans les capsules auditives sont également recouvertes de pigments.

Chez les larves qui atteignent 24 mm de longueur, les modifications se manifestent par l'apparition de cellules pigmentaires le long de la moelle épinière ainsi que dans les capsules auditives dans la région du conduit semi-circulaire avant (à peine 2 à 3 cellules).

Lorsque les larves atteignent une longueur de 27 à 29 mm, les cellules pigmentaires recouvrent le cerveau, en particulier la partie arrière de celui-ci, soit la région du cervelet et du bulbe rachidien; très peu de cellules pigmentaires se constatent sur les parties visuelles, et aucune sur le cerveau antérieur (fig. 31). Toutes ces cellules ont un aspect gris clair

et non pas noir, les grains de mélanine étant clairsemés. Sur la tête apparaissent également des cellules pigmentaires, et ce devant les yeux, en dessous des yeux et sur les opercules branchiaux. Les nombreuses cellules pigmentaires noires apparaissant le long de la surface dorsale du corps y forment une bande foncée passablement large. Par contre, les deux bandes de cellules pigmentaires qui longent l'intestin sont désormais recouvertes de myotomes sur toute la longueur de celui-ci. Elles sont moins saillantes.

Nous voyons ainsi que l'emplacement des cellules pigmentaires foncées qui longent la bande longitudinale ainsi que la disposition des unes par rapport aux autres subissent des modifications au cours du processus de développement. En effet, au cours de la période larvaire, la bande pigmentaire foncée reste longtemps confinée au niveau de la partie ventrale inférieure du corps, les surfaces latérales et dorsale du corps étant tout à fait transparentes. Au moment du passage à la période de vie d'alevin, le pigment noir - en forme d'une large bande - recouvre toute la surface dorsale du corps (de la tête à la queue), alors que la surface ventrale du corps devient très claire du fait que les bandes pigmentaires qui longent l'intestin s'enfoncent et se recouvrent de myotomes. Ce changement de pigmentation au niveau des surfaces dorsale et abdominale du corps a pour effet de modifier le mode de vie des alevins. La bande pigmentaire ventrale - alors que le pigment est absent sur la surface dorsale - subsiste chez les larves tant que leur corps conserve la forme rubanée typique, que la vessie natatoire (abstraction faite des vésicules dans les capsules auditives) ne contient pas d'air et que les larves nagent dans une

position indéterminée (souvent un flanc ou le ventre tourné vers le haut). Le dessus du corps se recouvre d'une bande pigmentaire noire et la partie ventrale devient plus claire; la forme rubanée disparaît à ce moment et le jeune alevin commence à nager dans une position déterminée (la face dorsale tournée vers le haut). C'est alors seulement que se précise le rôle que la bande pigmentaire recouvrant la surface du corps joue sur le plan biologique : son rôle est celui d'un agent de protection.

Chez le hareng de la Baltique, les pigments ne se développent pas de la même façon que chez les poissons du genre Caspialosa. Chez l'alose du Don, les pigments apparaissent à un stade plus précoce lorsque la tête est encore liée au sac vitellin. Au départ, le pigment recouvre régulièrement les surfaces dorsale et latérale du corps, ainsi que le sac vitellin; les embryons sortent alors de l'enveloppe, passent au mode de vie pélagique active et tournent autour de l'axe de leur corps en nageant. Plus tard, au stade qui correspond chez le hareng de la Baltique à l'apparition de la bande pigmentaire le long de l'intestin, les pigments sur les surfaces latérales et dorsale disparaissent petit à petit chez l'alose du Don au profit d'une bande pigmentaire qui émerge le long de l'intestin (elle ressemble à celle du hareng). À ce moment, les embryons ne tournent plus autour de l'axe de leur corps en nageant. Au moment où se résorbe le sac vitellin, la différence entre le hareng de la Baltique et l'alose du Don s'exprime seulement par le fait que le sac vitellin est recouvert de cellules pigmentaires chez cette dernière. Une fois disparu le sac vitellin, toute différence au niveau de la pigmentation s'estompe.

En conclusion, nous pouvons constater que la principale différence entre la pigmentation du hareng de la Baltique et celle de l'alose du Don tient au fait que le pigment apparaît plus tôt chez cette dernière et que la bande qui longe l'intestin ne se développe pas au départ mais recouvre régulièrement les surfaces latérales et dorsale du corps ainsi que le sac vitellin; la bande apparaît le long de l'intestin une fois que le pigment a disparu des téguments du corps. Cette différence découle du caractère biologique de chacune des espèces. La distribution plus précoce et plus régulière des pigments sur les téguments du corps chez les embryons de l'alose du Don tient au fait que ceux-ci passent beaucoup plus tôt au mode de vie pélagique et qu'ils tournent autour de l'axe de leur corps en nageant. La similitude de la pigmentation qui se constate ensuite entre les deux espèces est attribuable aux changements pour ce qui est de la façon dont nage l'alose du Don, ainsi qu'à la ressemblance du mode de vie des larves des deux espèces.

Nous n'avons pu déterminer pourquoi le comportement et la façon de nager des embryons se répercutent sur la distribution des pigments au cours des stades précoces de développement.

6) Développement des yeux

Les germes des yeux apparaissent plus tôt que les vésicules auditives, soit peu de temps après que l'embryon ait formé 6 segments (ils sont absents chez les embryons à 3 segments; voir la fig. 23, G). Au départ, ils ont une forme elliptique allongée et ils sont relativement gros, leur longueur

correspondant en effet à la largeur de 4,5 segments. Ils prennent ensuite la forme de fentes, s'arrondissent et forment le germe du cristallin (fig. 23, H et I). Ce processus dure 7 heures à 14 °C. Lorsque le cristallin apparaît, les embryons possèdent déjà 24 segments et ils sont dotés des germes des vésicules auditives (fig. 23, J). Le volume des yeux n'augmente pas alors pendant un certain temps. Au contraire, leur taille diminue même, toutes proportions gardées (leur diamètre correspond alors à la longueur de 3 et non plus de 4,5 segments); les fentes des yeux se forment (fig. 23, K, et fig. 25, A à G). Par la suite, les yeux grossissent (jusqu'à 0,28 mm de diamètre dans le sens longitudinal), pendant qu'apparaît un pigment noir dont les grains recouvrent de façon presque régulière le globe oculaire qui, par conséquent, devient gris (fig. 26, A). Les embryons atteignent alors une longueur de 4,9 mm. Le processus de segmentation se termine chez eux; nous assistons à la formation des germes de nageoires pectorales, etc. De temps à autre, l'embryon se tourne à l'intérieur de l'enveloppe; lorsqu'il en est extrait, il peut nager vers le haut.

La croissance des yeux s'arrête alors et leur volume n'augmente pas pendant longtemps, soit au cours de tous les stades ultérieurs de développement embryonnaire, et ce jusqu'au début de la période larvaire (environ 4 jours). Pendant ce temps, le diamètre des yeux (sens longitudinal) va, selon le cas, de 0,25 à 0,30 mm (tabl. 18). L'organisme grandissant en même temps dans le sens de la longueur - de 4,92 à 7,98 mm (sa taille double donc) -, la taille relative des yeux - qui ne poussent pas pendant ce temps - diminue presque de moitié : l'indice relatif de leur diamètre (diamètre des yeux par rapport au nombre de segments du tronc) passe de 3,1 à 1,0 (tabl. 18).

Si les yeux ne grandissent pas pendant la période de temps susmentionnée, leur structure et leurs qualités fonctionnelles subissent des changements. Peu après que les premiers grains de pigment noir apparaissent dans les yeux, leur quantité augmente. Par la suite apparaissent le pigment jaune et la guanine; le pigment jaune se répand au niveau du secteur supérieur avant des yeux et la guanine, de façon plus régulière, dans les autres secteurs (fig. 26, B).

Jusqu'à la sortie de l'embryon de son enveloppe, la couleur des yeux ne change pas de façon significative; mais elle devient beaucoup plus intense et l'aire de distribution du pigment jaune se répand quelque peu vers le secteur supérieur du globe oculaire (fig. 26, C). Par contre, les propriétés fonctionnelles des yeux subissent des changements d'une importance fondamentale.

Au stade antérieur, les yeux étaient insensibles aux ondes lumineuses, si l'on en juge par le comportement indifférent des embryons vis-à-vis des conditions changeantes d'éclairage. Maintenant, les yeux commencent à répondre à la lumière et cela se manifeste par le comportement des embryons. En effet, ceux-ci font déjà la distinction entre la lumière et l'ombre : ils se dirigent vers la lumière. Toutefois, cette tendance ne se manifeste pas encore nettement.

Au cours des étapes qui suivent, nous ne constatons pas de changements pour ce qui est de l'aspect des yeux et de leur pigmentation (fig. 27, A à C). Toutefois, la structure de la rétine se ramifie et la capacité à répondre à la lumière croît, ce que permet de constater le comportement des embryons

qui distinguent désormais très nettement les moindres écarts d'intensité de l'éclairage en choisissant en tout temps de se diriger vers la lumière. Cette réponse à la lumière et le comportement qui en découle permettent aux embryons de mener une vie pélagique dans les couches supérieures et éclairées de la mer.

Lorsque les yeux du hareng de la Baltique ont la taille, la structure et les propriétés fonctionnelles telles que nous les avons décrites ci-dessus, celui-ci passe à la période de vie larvaire (fig. 28, A). Pendant un certain temps, les yeux ne servent aux larves qu'à s'orienter vers la lumière, tout en favorisant le mode de vie pélagique. Les yeux sont en effet encore immobiles dans leurs orbites et ils n'ont pas la capacité de percevoir les objets; les larves cherchent alors leur nourriture, la bouche grande ouverte, en attrapant, sans regarder semble-t-il, ce qui se présente à leur portée.

Les propriétés fonctionnelles ainsi que le rôle des yeux sur le plan biologique auront cependant vite fait de se diversifier : ceux-ci acquièrent la faculté de voir les objets flottants et ils constituent désormais un organe important qui permet de repérer et de se procurer la nourriture. Ils deviennent mobiles dans leurs orbites et s'étendent sur un axe plus long, allant de biais du haut vers le bas, et non pas horizontalement de l'avant vers l'arrière (fig. 29 A et B). Nous n'avons pu élucider le rôle que ce type d'emplacement oblique des yeux joue sur le plan biologique. Alors que leur importance biologique croît et se diversifie, les yeux commencent à grossir très vite (comparativement à la

croissance du tronc), et ce tant en chiffres absolus qu'en chiffres relatifs. Chez les larves de 18 mm, la grosseur relative de l'oeil atteint 2,7 alors que le chiffre analogue allait au départ de 1,75 à 2 (fig. 27, C, et 28, A; voir le tabl. 18). Vers la fin de la période larvaire, le volume des yeux grossit encore davantage, la grosseur relative de ceux-ci atteignant 3,5 pour passer à 4,8 au début de la période de vie d'alevin (taille non limitative). Par la suite, les yeux continuent de grandir tant en chiffres absolus qu'en chiffres relatifs. Chez les poissons adultes (15 cm de long), ils deviennent très gros, leur taille relative atteignant 5,2. Cette croissance spectaculaire des yeux au cours de la période de vie d'alevin et à l'état adulte témoigne de leur rôle grandissant dans la recherche de la nourriture; elle indique également que leur fonction change et se diversifie compte tenu de l'évolution des conditions dans lesquelles les harengs doivent se procurer la nourriture.

La détermination de tous les liens biologiques qui se répercutent sur la croissance des yeux revêt une très grande importance sur les plans à la fois pratique et théorique. Il s'agit d'un processus tout à fait particulier dans la mesure où, parmi les poissons étudiés sous cet aspect, il est typique de la famille des clupéidés seulement. Par exemple, chez les carpes, les yeux atteignent leur taille relative la plus élevée dans la période larvaire et au début de la période de vie d'alevin lorsqu'ils servent de principal organe de repérage de la nourriture; par la suite, leur taille diminue à mesure que se forment d'autres organes sensoriels.

Nous pouvons résumer ainsi les principales particularités du développement des yeux chez le hareng de la Baltique :

1. Dans la période embryonnaire, les yeux grossissent à deux moments : à l'état de germe (durant une période que nous estimons à moins de 3 heures) lorsque celui-ci croît; toujours au cours de la première journée, lorsque la taille de l'embryon passe de 3,6 à 4,9 mm.

2. Après l'arrêt de la croissance, la taille relative des yeux diminue et ceux-ci restent petits tout au cours des stades embryonnaires qui suivent, et ce jusqu'au début de la période larvaire (8 jours).

3. Au cours de la deuxième période de croissance (le corps est alors de 4,9 mm), un pigment noir en grains se dépose régulièrement dans les yeux; suit le dépôt du pigment jaune et de la guanine.

4. Une fois que les embryons sont sortis de l'enveloppe, leurs yeux deviennent sensibles à la lumière et acquièrent ensuite une réponse positive très nette à la lumière qui permet le mode de vie pélagique dans les couches supérieures de la mer.

5. Dans la période larvaire, les yeux acquièrent la faculté de percevoir les objets et ils deviennent le principal organe de repérage de la nourriture; ils croissent alors encore et ce tant en chiffres absolus qu'en chiffres relatifs.

6. Dans la période de vie d'alevin, les yeux grossissent encore un peu pour atteindre leur taille limitative relative à l'état adulte. Cela signifie que chez les alevins comme chez les poissons adultes, les yeux sont un

organe qui joue un rôle important dans la recherche de la nourriture.

Le développement des yeux chez le hareng de la Baltique diffère quelque peu de celui qui se constate chez les poissons du genre Caspialosa. Essentiellement, chez les seconds, le pigment jaune se dépose d'abord et le pigment noir ensuite, alors que c'est l'inverse chez le hareng de la Baltique. En outre, chez les aloses de la mer Noire et de la mer Caspienne, les yeux deviennent sensibles à la lumière au cours des stades plus tardifs et leur réponse positive à la lumière est moins nette. Nous ne savons pas à quelles particularités biologiques de la famille des clupéidés tiennent les différences constatées au niveau du développement des yeux et de la réponse à la lumière.

7) Développement des organes auditifs

Les contours de la formation ectodermique, à partir de laquelle se développeront les vésicules auditives, peuvent être observées une fois que sont apparus les germes des yeux, soit chez l'embryon d'environ 18 segments (fig. 23, I). Peu après apparaît dans cette masse une petite cavité qui se transforme en une vésicule à paroi épaisse (fig. 23, J). Le diamètre de cette vésicule correspond à la largeur de 2 segments (0,1 mm). Comme elle ne grandit pas pendant une période de 2 jours (10 à 11 °C), sa taille relative diminue pour atteindre, à la fin de cette période, l'équivalent de 1,4 segment (et non pas 2 segments comme auparavant; voir le tabl. 18).

Pendant ce temps, les parois deviennent plus minces, la cavité intérieure grossit et les otolithes - ils sont très petits - apparaissent à l'intérieur (fig. 25, E et F).

Ces modifications prennent fin au moment où le tronc se sépare du sac vitellin (fig. 25, G). La vésicule commence alors à grossir de façon soutenue en même temps que les yeux; en 24 heures, son volume augmente une fois et demie, et il augmente deux fois au bout de 48 heures où le diamètre de la vésicule at 0,20 mm comparativement à 0,10 mm au départ (fig. 26, A et B; voir le tabl. 18). Pendant cette période, nous observons des traces de restructuration interne (fig. 26, B). À la suite de ce processus, la croissance ralentit quelque peu (pendant les jours qui suivent, la taille de la vésicule n'augmente que peu passant à 0,22 mm), mais nous voyons très nettement les conduits semi-circulaires; l'otolithe arrière se déplace dans la partie avant de la vésicule auditive, vers l'otolithe avant (fig. 26, C). Vient alors une autre poussée de croissance de la vésicule (en une journée, sa taille passe de 22 à 0,28 mm) dont la structure interne se diversifie considérablement (fig. 27, A) : grossissement et nette différenciation des conduits semi-circulaires, apparition des crêtes sensibles et formation du canal endolympathique. Ce dernier se situe au milieu (vers le haut) de la paroi interne de la vésicule et s'ouvre sur l'extérieur, soit sur le dessus de la tête entre la vésicule et le cerveau.

À ce stade de développement de la vésicule, le comportement des embryons change : ceux-ci peuvent maintenant percevoir la position de leur corps dans l'espace, et ils nagent désormais sans tourner autour de l'axe de leur corps.

Le canal endolympathique disparaît très vite (fig. 27, B) et il ne se produit pas d'autres modifications durant les stades précoces de développement larvaire. Seule la capsule auditive grossit un peu (fig. 27, C et 28, A et B). Les larves peuvent nager, souvent un flanc ou le ventre tourné vers le haut.

Aux stades plus tardifs de développement larvaire, la taille de la capsule auditive change notablement tant en chiffres absolus qu'en chiffres relatifs : chez les larves de 14,5 mm, la capsule a une taille qui correspond à la largeur de 3,9 myotomes (comparativement à 2,5 avant); plus tard, elle atteint une taille qui correspond à la largeur de 4,3 myotomes (tabl. 18). Ce grossissement relatif de la capsule auditive tient à l'apparition d'une vésicule qui communique avec la vessie natatoire. Cette vésicule se loge dans la partie avant inférieure de la capsule. Nous l'apercevons déjà chez les larves qui atteignent 14,5 mm de longueur (fig. 29, A). Avec le temps, elle grossit considérablement (fig. 29, B). Au cours de la période larvaire, cette vésicule sert de principal organe hydrostatique qui maintient en équilibre l'extrémité de la tête pendant la nage (rappelons-nous que la vessie natatoire n'est pas encore remplie d'air et ne sert donc pas d'organe hydrostatique).

Pendant que le rôle fonctionnel de la capsule auditive évolue, les otolithes subissent également des changements. Au début de la période larvaire, les deux otolithes sont très petits et leurs dimensions sont comparables (fig. 28, A et B). Par la suite, seul l'otolithe arrière croît et grossit; quant à l'otolithe avant, sa taille relative diminue et

celui-ci finit par disparaître (fig. 30). Nous ne savons pas de quels besoins fonctionnels découlent ces modifications.

En grandissant, l'otolithe arrière se loge dans la partie inférieure de la capsule auditive. Aux stades ultérieurs de développement larvaire (longueur du corps - 29 mm), un gros otolithe apparaît chez certaines larves; il bouche par en haut le conduit arrière semi-circulaire (fig. 31) ou les deux conduits semi-circulaires (arrière et avant). Comme nous l'avons déjà mentionné, cet emplacement de l'otolithe ne se rencontre pas chez toutes les larves. Nous n'avons pu établir la signification et l'origine de ce phénomène.

En résumé, nous pouvons présenter ainsi les principales particularités du développement de l'organe auditif chez le hareng de la Baltique :

1. La placode ectodermique auditive apparaît à la suite de la formation des yeux (au bout de 4 heures, à 14 °C), lorsque les embryons comprennent environ 18 segments.

2. Une fois qu'il est formé, le germe de l'organe auditif ne croît pas pendant une période de deux jours, soit jusqu'à ce que le tronc se soit séparé du sac vitellin; ses parois deviennent alors plus minces, la cavité interne grossit; les otolithes apparaissent.

3. Après cette période, la vésicule auditive commence à grandir de façon soutenue; début de la croissance des yeux. Toutefois, plutôt que de

s'arrêter au bout de 24 heures et ne reprendre qu'au début de la période larvaire - comme c'est le cas des yeux -, la croissance de la vésicule se poursuit lentement pendant 2 jours. Différenciation interne. Par la suite, la croissance de la vésicule s'accélère, puis ralentit à nouveau pour se poursuivre au ralenti jusqu'au début de la période larvaire.

4. Deuxième accélération puis ralentissement de la croissance de la vésicule; cette période s'accompagne de la formation des conduits semi-circulaires, des crêtes sensibles et du canal endolympathique s'ouvrant sur l'extérieur.

5. Le canal endolympathique existe peu de temps (environ 2 jours). Il disparaît à la fin de la période embryonnaire et son rôle fonctionnel n'est pas connu.

6. La formation des conduits semi-circulaires et du canal endolympathique coïncide avec le changement du comportement des embryons (capacité de nager dans une position déterminée et ce, sans tourner autour de l'axe du corps).

7. Au cours de la période larvaire, la capsule auditive croît de façon soutenue et sa taille relative augmente de 1/2 à 2 fois. Ce rythme de croissance tient à la formation, à l'intérieur, d'une vésicule remplie d'air et qui communique avec la vessie natatoire.

8. La capsule auditive munie de la vésicule susmentionnée tient lieu

d'organe hydrostatique; la vessie natatoire ne contient pas d'air durant la période larvaire et ne remplit pas directement la fonction hydrostatique.

L'existence temporaire, au cours de la période embryonnaire, d'un canal endolymphatique s'ouvrant sur l'extérieur présente un grand intérêt. On sait que c'est seulement chez les requins que le canal endolymphatique s'ouvre sur l'extérieur à l'état adulte. La fonction qu'il remplit chez ces derniers n'étant pas encore connue, nous n'avons pu établir quel était son rôle fonctionnel chez le hareng de la Baltique au cours de la période embryonnaire. Par ailleurs, un canal endolymphatique semblable - ou plus volumineux - se développe temporairement chez les poissons du genre Caspialosa au cours de la période embryonnaire. On le constate également chez le sandre, au stade correspondant (fig. 33). En ce qui concerne ce dernier, le canal endolymphatique ne se forme pas chez tous les individus; d'ordinaire, il ne se situe pas des deux côtés de la tête.

L'aspect que prend le canal endolymphatique chez le sandre met en lumière le processus de dégénérescence dont fait l'objet cet organe. Il reste à élucider le rôle que le canal endolymphatique joue sur les plans biologique et fonctionnel.

8) Développement du cerveau

Les ébauches du cerveau se dessinent, au cours des stades précoces, lorsque les embryons comprennent environ 30 segments (fig. 25, A à G). Dans le

bulbe rachidien apparaissent alors, temporairement, des encéphalomères (il y en a 3) dont le rôle est inconnu. Nous n'avons pas suivi les stades ultérieurs de leur développement embryonnaire. Chez les embryons de 7 mm, compte tenu de la petite taille de leur tête, le cerveau est court, pas très large; sa longueur correspond à 3 segments et sa largeur à 4,2 segments (fig. 34, A; voir aussi le tabl. 19). Sa largeur est donc presque deux fois supérieure à sa longueur, le rapport étant de 0,7 (nous mesurons le cerveau antérieur et le cerveau moyen). Il en est de même pour chacun des secteurs mesurés : la largeur est deux fois supérieure à la longueur (rapport de 0,5). Le cerveau antérieur est deux fois plus petit - tant dans le sens de la longueur que dans celui de la largeur - que le cerveau moyen. L'épiphyse est grosse; le cervelet est relativement petit. Le bulbe rachidien est large et ses extrémités latérales montent vers les capsules auditives et les recouvrent en partie; il n'est pas couvert de mytomes sur une bonne partie de sa longueur derrière la capsule. Les yeux qui se logent de chaque côté de la tête, se situent presque exclusivement dans la région du cerveau moyen; à l'avant, ils touchent à peine les limites du cerveau antérieur. Les fossettes olfactives se situent de part et d'autre du cerveau antérieur. Tous les sujets qui sont dotés d'un pareil cerveau nagent de la même façon et leur réponse à la lumière est vive.

Au cours de la période larvaire, les proportions au niveau de la disposition des parties susmentionnées du cerveau changent. Ainsi, chez les larves

de 18 mm, le cerveau s'allonge pour atteindre une longueur qui est le double de celle d'avant (soit 6 segments comparativement à 3 segments avant). Nous notons également que sa largeur - qui correspond maintenant à 5,5 segments - est inférieure à sa longueur, si bien que le rapport longueur/largeur est désormais légèrement supérieur à 1 (fig. 34, B; voir aussi le tabl. 19), alors qu'il était de 0,7 auparavant. Le cerveau antérieur s'allonge notablement tout en se rétrécissant en conséquence (le rapport longueur/largeur passe de 0,5 à 0,7). Le cerveau moyen s'allonge dans une moindre mesure, toutes proportions gardées. Le cervelet est déjà volumineux. Les yeux se logent devant la région où s'étend le cerveau antérieur; seule la moitié arrière des yeux se trouve encore dans la partie avant du cerveau moyen qui est à ce moment serré et rétréci. Les capsules auditives ne sont plus recouvertes par le bulbe rachidien. Elles forment (dans la moitié supérieure où se rencontrent les conduits semi-circulaires avant et arrière) des saillies qui recouvrent une bonne partie du bulbe rachidien. Dans la région située directement derrière les capsules, le bulbe rachidien est déjà recouvert de myotomes.

Au cours du processus de croissance ultérieur (larves de 28 mm; voir la fig. 34, B), les dimensions relatives (exprimées en nombre de segments) restent semblables. À noter toutefois que le cerveau antérieur s'allonge et se rétrécit plus que le cerveau postérieur. Davant le cerveau antérieur saillissent les lobes olfactifs d'où partent les nerfs olfactifs en direction des lobes olfactifs qui se situent déjà loin à l'avant du cerveau. Le cerveau moyen s'allonge quelque peu tout en modifiant légèrement sa forme. Ses lobes prennent une forme plus elliptique; ils ne

sont plus disposés l'un par rapport à l'autre sous l'angle, mais parallèlement; sur les côtés à l'avant, nous ne voyons pas d'enfoncements au niveau des yeux. Les modifications susmentionnées au niveau du cerveau moyen tiennent à la position des yeux. Ces derniers se sont déplacés vers l'avant au point qu'ils dépassent maintenant les lobes olfactifs. Le cervelet grandit et s'allonge un peu. Le bulbe rachidien est davantage recouvert, sur le dessus, par les saillies des capsules auditives.

Chez les larves un peu plus âgées (longueur - 29 mm; voir la fig. 34, D), le cerveau devient encore plus long et sa largeur diminue en conséquence. Le rapport longueur/largeur atteint 1,3 (alors qu'il était de 1 auparavant). Le cerveau antérieur s'allonge tout particulièrement. Il est donc plus volumineux qu'au stade précédent et il recouvre les lobes olfactifs. Les autres secteurs s'allongent également (pas beaucoup). Nous ne pouvons plus voir l'épiphyse qui part de la surface sous l'enveloppe du cerveau. Dans les téguments du cerveau apparaît une pigmentation (nous y reviendrons).

Au moment du passage à la période de vie d'alevin (lorsque la longueur du corps atteint 38 mm; voir la fig. 35, A), la taille du cerveau augmente tant en chiffres absolus qu'en chiffres relatifs; sa longueur relative atteint 6,6 myotomes (alors qu'elle se situait entre 5,3 et 6 avant). Toutes proportions gardées, le cerveau dans son ensemble et ses différents secteurs se conservent comme auparavant, seul le cerveau antérieur s'allongeant quelque peu. Les plus importantes modifications touchent la position des capsules auditives par rapport au cerveau. Les excroissances internes supérieures des capsules auditives, auparavant très rapprochées et

recouvrant par en dessus une bonne partie du cerveau, sont maintenant largement écartées et se logent de part et d'autre du cerveau sans le recouvrir. La partie arrière du cervelet s'est déplacée loin derrière les conduits semi-circulaires; le cervelet envahit déjà l'espace le plus étroit entre les capsules auditives et les conduits semi-circulaires, écartant ainsi les capsules auditives. Ce changement au niveau des rapports relatifs tient aux modifications de la structure interne des capsules auditives (les conduits semi-circulaires, par exemple, deviennent plus minces), dont toute l'importance nous échappe encore.

Chez le hareng adulte, les dimensions relatives du cerveau (par rapport au au nombre de myotomes du tronc) restent semblables à celles du cerveau des alevins; la longueur correspond à 6,5 segments et la largeur à 5 segments (fig. 35, B; voir aussi le tabl. 19). Cela signifie que le cerveau continue de grandir avec la même intensité que les segments musculaires du corps. Au niveau de la tête, il occupe toutefois moins de place dans le sens de la longueur qu'auparavant et il semble s'être déplacé en arrière par rapport aux yeux et à la partie avant de la bouche (fig. 35, A à C). Ce dévelopement tient au fait que la tête et les yeux, à la différence du cerveau, grandissent de façon plus intensive que le tronc. Ce sont donc ces organes qui ont les dimensions relatives les plus élevées lorsque les harengs parviennent à l'état adulte.

Au moment du passage à l'âge adulte, les lobes olfactifs se modifient considérablement chez le hareng de la Baltique : ils s'allongent et saillissent nettement à l'avant, si bien que leur taille atteint 0,7 de la

longueur du cerveau antérieur, alors que la fraction analogue était de 0,4 auparavant. La longueur du cervelet augmente aussi, le rapport longueur/ largeur passant de 0,6 à 0,8.

L'examen du tégument pigmentaire du cerveau présente beaucoup d'intérêt. Le cerveau - en période embryonnaire comme en période larvaire - est longtemps dépourvu de pigment; davantage que les yeux, il est donc exposé à l'action directe de la lumière, ce qui se répercute fort probablement sur le comportement des larves. Tout d'abord, les cellules pigmentaires noires apparaissent sur la boîte crânienne de l'encéphale chez les larves qui atteignent 29 mm de long (fig. 34, D). Elles recouvrent en partie le cerveau moyen, et davantage le cervelet et la base du bulbe rachidien; par la suite, les cellules pigmentaires se répandent vers l'arrière, le long de la moelle épinière, sous les myotomes. Comme auparavant, les lobes olfactifs et le cerveau antérieur ne sont pas recouverts de cellules pigmentaires; de même, il n'y en a pas dans la bande longitudinale qui délimite par en dessus les lobes du cerveau moyen, ni sur les parties saillantes à l'avant du bulbe rachidien. À ce stade, les grains de mélanine sont très dispersés, si bien que les cellules sont grises et non pas noires, mais elles finissent vite par noircir. Cette fracture pigmentaire est encore insuffisante pour protéger le cerveau contre l'action de la lumière.

Avec le passage à l'âge adulte, la couverture pigmentaire du cerveau s'accentue. Le pigment recouvre, de façon régulière, toute la surface du cerveau antérieur ainsi que les autres parties du cerveau, à l'exception de

la partie médiane qui, élargie à l'avant au niveau de l'épiphyse et rétrécie à l'arrière, se termine devant le cervelet (fig. 35, C). Une telle couverture pigmentaire protège davantage la plupart des secteurs du cerveau contre la lumière tout en laissant toutefois exposées à l'action de celle-ci d'autres régions, y compris l'épiphyse.

Pour que la lumière puisse agir sur le cerveau, les os du crâne qui se développent et recouvrent celui-ci sont entièrement transparents (tout comme la cornée); ils ne retiennent pas les rayons du soleil et ne protègent pas le cerveau. Il est donc clair qu'à l'âge adulte, les excitations lumineuses localisées sur le cerveau, tout comme la vision, ont une très grande importance sur le plan biologique; aussi la couverture du cerveau et les os du crâne s'adaptent-ils en conséquence pour les recevoir. Il en découle que, pour des raisons qui nous échappent encore, la fonction de perception de la lumière et des objets est remplie chez les clupéidés à la fois par la surface du cerveau et par les yeux.

Le phénomène décrit ci-dessus devrait faire l'objet d'une étude en profondeur. En effet, chez d'autres espèces de poissons - à la différence des clupéidés -, le cerveau des sujets adultes est protégé contre l'action de la lumière par une enveloppe pigmentaire et, en particulier, du fait que les os du crâne ne sont pas transparents. À notre connaissance, outre les clupéidés, il n'existe pas d'autres espèces où le cerveau est éclairé à travers les os du crâne chez les sujets adultes.

En résumé, nous pouvons présenter ainsi les particularités du développement du cerveau :

1 - À la fin de la période embryonnaire, le cerveau est relativement court et large, sa largeur étant presque le double de sa longueur, et ces proportions valent également pour le cerveau antérieur et le cerveau moyen; les lobes visuels sont volumineux.

2 - Avec le passage à la période larvaire, les dimensions du cerveau augmentent - parallèlement à la croissance de l'organisme dans son ensemble - tant en chiffres absolus qu'en chiffres relatifs : sa longueur augmente pour atteindre le double (6 segments) de ce qu'elle était auparavant (3 segments), et sa largeur un peu moins (elle atteint 5,5 segments comparativement à 4,2 avant). Il devient plus long et sa longueur finit par dépasser sa largeur; c'est en particulier le cerveau antérieur qui s'allonge, tout en se rétrécissant toutefois en même temps.

3 - Par la suite et ce jusqu'à la fin de la période larvaire, le volume du cerveau continue d'augmenter, sans toutefois que changent ses dimensions relatives. Le cerveau antérieur subit un allongement considérable en chiffres relatifs et il se rétrécit en conséquence, tandis que ce phénomène n'est pas prononcé chez le cerveau moyen et le cervelet.

4 - Au moment du passage à la vie d'alevin se produit de nouveau une augmentation notable - tant en chiffres absolus qu'en chiffres relatifs - de la longueur du cerveau (sa taille correspond maintenant à 6,6 myotomes

comparativement à 6 avant); le cerveau antérieur s'allonge et il se rétrécit en même temps; les autres proportions restent inchangées.

5 - À la fin de la période embryonnaire et au début de la période de vie d'alevin, la longueur du cerveau double en chiffres relatifs (elle correspond maintenant à 6,6 segments comparativement à 3 avant), mais celui-ci s'élargit très peu (4,8 comparativement à 4,2 avant). Modifiant sa forme première, le cerveau antérieur s'allonge - toutes proportions gardées - tout en se rétrécissant, si bien que sa largeur finit par devenir presque 3 fois inférieure à ce qu'elle avait été auparavant; les autres secteurs du cerveau ne subissent pas de modifications notables dans le sens de la longueur.

6 - Le pigment noir au niveau des téguments du cerveau ne commence à apparaître que vers la fin de la période larvaire. Chez les alevins comme chez les sujets adultes, certaines régions bien déterminées du cerveau ne sont pas recouvertes de pigments et les os du crâne qui renferment le cerveau sont tout à fait transparents; aussi la lumière pénètre-t-elle dans le cerveau directement à travers le crâne. Nous n'avons pu déterminer la signification de ce phénomène sur le plan biologique.

11. DÉVELOPPEMENT DU COMPORTEMENT

Aux premières étapes de la vie - soit dès la ponte de l'oeuf et au fur et à mesure du développement - se produisent des mouvements de matières cellulaires et plasmatiques. Ces mouvements peuvent entraîner le déplacement du

centre de gravité de l'oeuf en développement qui s'accompagne d'une modification passive de la position que l'oeuf occupe à l'intérieur de l'enveloppe. En outre, ces mouvements sont réguliers et ils ont un caractère spécifique à chaque étape de développement. Les déplacements de la matière plasmatique (jusqu'au début de la division) se différencient des déplacements de la matière cellulaire au moment de la division, des déplacements qui se produisent à l'étape de la gastrula, etc. Toutefois, le lien entre ce type de déplacements et les déplacements passifs qui se produisent dans l'ensemble de l'organisme en développement à l'intérieur de l'enveloppe n'est pas bien élucidé, et nous ne connaissons pas les lois qui interviennent dans les circonstances.

Au cours du processus de segmentation et de formation du corps de l'embryon, ce dernier acquiert la capacité de faire des mouvements très variés et son comportement se diversifie en fonction des besoins biologiques croissants.

Comme nous l'avons déjà mentionné, l'embryon qui possède 37 segments (fig. 25, E) commence à s'agiter de temps à autre par convulsions. En une minute, il peut effectuer jusqu'à 6 mouvements. Il ne peut pas faire de flexions latérales car son corps est bloqué par le sac vitellin qui l'entoure telle une ceinture. À ce moment se manifestent les tous premiers battements du coeur.

Au fur et à mesure que le nombre de segments augmente et que progresse le processus par lequel la partie arrière du corps se sépare du sac vitellin, l'embryon acquiert la capacité de faire des flexions latérales. Lorsque la

partie arrière du tronc n'est séparée du sac vitellin que sur les 18 premiers segments (fig. 25, F), l'embryon plie des deux côtés la partie arrière de son corps, à raison de 12 à 15 fois à la minute. Toutefois, comme la partie arrière du corps n'a pas encore la longueur et la largeur voulues par rapport aux dimensions du sac vitellin, et vu qu'elle ne s'est pas encore redressée pour se maintenir à la verticale (elle est courbée en forme d'arc), l'embryon ne bouge que très peu et il ne peut encore se retourner à l'intérieur de l'enveloppe. L'activité accrue de l'embryon stimule le coeur qui produit maintenant entre 60 et 74 battements à la minute et propulse dans les principaux vaisseaux un liquide dépourvu de globules et transportant, très rarement, des corps isolés.

Une fois que le tronc s'est séparé du sac vitellin, son extrémité arrière libre s'allonge de plus en plus par rapport à la partie avant (du côté de la tête) qui est reliée au sac vitellin, et le large pli de la nageoire impaire qui la borde augmente sa superficie au niveau des flancs (longueur - 3,6 mm; voir la fig. 25, G). À la différence de l'extrémité de la tête, le corps perd alors sa forme arquée et il se redresse pour se maintenir à la verticale. Cela fait augmenter à la fois la souplesse et la puissance motrice de la partie arrière libre du corps; désormais, l'embryon peut faire des flexions et aussi se retourner à l'intérieur de l'enveloppe. Les périodes de repos sont encore relativement longues, allant de 1,5 à 2 minutes; entre elles s'intercalent de brèves périodes de mouvement (lorsque l'embryon se retourne) dont la durée va de 1 à 8 secondes. L'activité cardiaque est maintenant beaucoup plus vigoureuse, le pouls étant de 75 battements la minute à 11,5 °C et passant à 96 battements à 18 °C.

À cette étape, les embryons ne nagent pas encore. Sortis de l'enveloppe, ils se redressent et restent immobiles au fond, n'effectuant que rarement des flexions; au bout de 30 minutes, des 4 embryons déposés au centre d'un carré d'un centimètre de côté, 2 se sont rendus à proximité de la limite du carré, 1 a dépassé la limite du carré pour se situer par rapport à celle-ci à une distance égale à la largeur de son corps, et le dernier a dépassé cette limite pour se situer à une distance à peine inférieure à 1 cm par rapport à celle-ci. Les embryons se déplacent en spirale : ils enfoncent la tête dans le fond ou ils glissent sur le fond - en donnant l'apparence de s'appuyer sur la queue -, le corps courbé sous un certain angle et la tête tournée vers le haut; parfois, ils se détachent du fond pour s'élever vers le haut, mais la profondeur qu'ils atteignent est très peu significative (elle correspond à peine à la longueur de leur corps).

Comme avant, les embryons ne répondent pas au contact. Lorsque leur corps s'allonge pour atteindre 5 mm ou un peu plus (fig. 26, A), que le processus de respiration s'active et que leurs besoins en oxygène augmentent, les embryons deviennent plus mobiles. Ils se retournent plus souvent et très vigoureusement à l'intérieur de l'enveloppe, et leurs périodes de repos sont moins fréquentes (les périodes de repos durent maintenant entre 13 et 39 secondes et les périodes de mouvement entre 1 et 10 secondes). Le pouls est alors de 96 battements à la minute (à 15 °C). Les embryons sortis de l'enveloppe nagent déjà vers le haut de temps à autre; lorsqu'ils se calment, ils retombent la tête tournée vers le bas, reposent un certain temps sur le fond, recommencent à nager vers le haut, et ainsi de suite. En nageant, ils tournent autour de l'axe de leur corps. Ils montent vers

la surface en spirale irrégulière et en zigzaguant (fig. 36). Ils sont incapables de nager dans une direction précise et de maintenir leur corps en équilibre dans une position déterminée.

En période de mouvement, ils atteignent en 8 secondes une profondeur de 7 cm; cela leur prend 19 secondes - c'est-à-dire deux fois et demie de plus - pour retomber, à l'état de repos, au fond. Les périodes de repos étant nettement plus longues que les périodes de mouvement, les embryons ne peuvent pas encore quitter pour de bon le fond en vue de mener le mode de vie pélagique. Les embryons ayant atteint 6,5 mm de longueur se différencient de ceux que nous avons examinés à l'étape antérieure, et ce non seulement par leur puissance (plus élevée et déterminée par les dimensions relatives du corps) mais également par la forme aérodynamique de la partie avant du corps : la tête est beaucoup plus droite et moins qu'avant recourbée vers le bas le long du sac vitellin. Le sac vitellin, lui, s'est allongé un peu et il n'est pas rond comme auparavant. À l'intérieur de l'enveloppe, les périodes de repos durent de 1 à 7 secondes (elles peuvent durer parfois jusqu'à 52 secondes); une période de mouvement dure entre 2 et 5 secondes.

Les embryons sortis de l'enveloppe nagent de temps à autre tout en tournant toutefois - comme avant - autour de l'axe de leur corps, et ils sont incapables de se maintenir en équilibre dans une position déterminée. Par contre, les mouvements de nage sont variés : les embryons peuvent nager vers la surface, tourner autour de leur axe, s'élever le long d'un axe vertical, suivre une courbe sinusoïdale ou une pente, et parfois évoluer à

la verticale en spirale; ils peuvent toucher avec leur tête la surface de l'eau et avancer ainsi en glissant le long de celle-ci. Ils retombent passivement, la tête la première; parfois, ils nagent en suivant un plan presque vertical, la tête en bas, puis ils remontent vers la surface sans avoir atteint auparavant le fond; d'autres fois, ils nagent suivant un plan parallèle au fond, sans toutefois toucher celui-ci. Lorsqu'ils retombent, leur tête frappe le fond; ils peuvent alors remonter aussitôt vers la surface ou rester au repos à la surface du fond. Ils parcourent la distance vers la surface 3 fois plus vite que le trajet inverse (ils retombent à l'état de repos). Comme les périodes de repos sont maintenant presque aussi longues (quelquefois encore plus longues) que les périodes de mouvement, les embryons nagent la plupart du temps et n'atteignent que rarement le fond en retombant pour y rester quelque temps au repos.

Bien que leurs yeux soient déjà recouverts de pigments - ce qui témoigne d'un degré élevé de leur développement -, les embryons ne répondent pas encore à la lumière.

Lorsque les embryons ont 7 mm, leur tête s'est complètement redressée, le sac vitellin s'amincit et la corps prend une forme beaucoup plus aérodynamique (fig. 26, C).

Les embryons nagent comme auparavant, c'est-à-dire qu'ils tournent autour de l'axe de leur corps; toutefois, ce mouvement s'arrête déjà par moments. Ils nagent vers le haut, ils peuvent suivre un plan incliné, faire des zig-zags ou suivre une ligne en arc de cercle (fig. 36). Parfois, ils nagent à

l'horizontale. Au repos, ils retombent, la tête la première. Ils frappent le fond avec celle-ci et se dirigent aussitôt vers le haut. Les périodes de repos durent entre 1 et 10 secondes, et les périodes de mouvement entre 2 et 4 secondes. Ils atteignent en 8 secondes une profondeur de 18 cm; leur retombée au repos dure 30 secondes, soit 4 fois de plus. Comme les périodes de repos sont maintenant en moyenne deux fois plus longues que les périodes d'action, les embryons au repos n'arrivent plus à descendre au niveau à partir duquel a commencé leur remontée. Ils se trouvent donc désormais en tout temps en flottaison, ce qui fait qu'ils se déplacent inexorablement vers le haut pour se maintenir pour la plupart dans les couches supérieures de la mer. Les embryons répondent déjà à la lumière et ils nagent vers elle suivant une ligne inclinée ou à l'horizontale, mais cette tendance ne se manifeste pas encore nettement (en effet, tous les embryons ne se dirigent pas encore vers la lumière, à ce stade, pour se maintenir dans les couches supérieures).

Lorsque les embryons possèdent toutes les propriétés décrites ci-dessus, ils sortent de l'enveloppe et se déplacent graduellement vers les couches supérieures de l'eau où ils mènent une vie pélagique. Les courants se chargent alors de les transporter, peu à peu, loin de la frayère.

Les embryons d'environ 7,8 mm, munis d'un sac vitellin de petite taille (fig. 27, B), sont déjà capables de maintenir leur corps en équilibre dans un plan déterminé, c'est-à-dire qu'ils ne tournent plus autour de l'axe de leur corps. Très souvent, ils se déplacent verticalement vers le haut; parfois, ils suivent une ligne inclinée ou en arc de cercle (fig. 37, A et B). Au repos, ils retombent très lentement vers le fond; ils se reposent

entre 1 et 9 secondes, puis nagent vigoureusement entre 1 et 4 secondes. Leur réponse à la lumière est positive et nette; ils se dirigent vers elle en tout temps. Le jour, ils se tiennent à la surface ou légèrement en dessous de celle-ci; la nuit, ils se tiennent en tout temps à la surface où ils dévorent du plancton en quantités importantes.

Au stade décrit ci-dessus, l'aptitude des embryons à nager en équilibre dans une position déterminée et sans tourner autour de l'axe de leur corps est, semble-t-il, liée à l'acquisition de la capacité de percevoir la position du corps dans l'espace, acquisition qui tient au développement des organes de sensation statique. Chez ces embryons, la capsule auditive a énormément grossi; à l'intérieur se forment les conduits semi-circulaires et le germe du canal endolymphatique temporaire.

Chez les embryons de 8,3 mm, le sac vitellin est encore très long et étiré. Les palettes des nageoires pectorales sont devenues passablement larges, si bien que celles-ci, même lorsqu'elles sont immobiles, augmentent notablement la capacité à se déplacer en contribuant au maintien en équilibre de la partie avant du corps (la tête) au cours de la nage. Les embryons se tiennent, comme auparavant, dans les couches supérieures de l'eau, à une profondeur de 2 à 3 cm (dans l'aquarium). Les périodes de repos vont de 1 à 4 secondes et les périodes de mouvement de 1 à 3 secondes. Les embryons nagent très calmement et ne tournent plus autour de l'axe de leur corps. Ils nagent suivant des plans variés : en position droite, inclinée vers le haut ou vers le bas, en suivant un plan légèrement arqué. Même réponse à la lumière.

Les embryons possédant une petite quantité de vitellus (longueur - 8,45 mm) nagent entre 2 et 5 secondes, se reposent entre 1 et 4 secondes et remontent verticalement, suivant une ligne en arc de cercle ou en spirale. Ils touchent la surface de l'eau avec leur tête, se maintiennent parfois en dessous de la surface et s'agitent par des mouvements sinusoïdaux. À la différence des embryons moins développés, ils nagent déjà, de temps à autre, un flanc tourné vers le haut (fig. 37, B).

Lorsque le vitellus se résorbe complètement au moment du passage à la période larvaire (longueur - 7,72 à 8,35 mm), nous assistons au développement des nageoires pectorales qui s'élargissent et deviennent plus mobiles, améliorant ainsi nettement les propriétés de nage des larves. Ces dernières nagent dans une direction indéterminée, souvent un flanc tourné vers le haut, et elles tournent d'une façon à la fois plus précise et plus régulière qu'auparavant. Pendant tout ce temps, les larves sont en flottaison, mais elles ne se maintiennent pas toujours à la surface de l'eau (elles descendent parfois à des profondeurs plus ou moins élevées). Comme auparavant, elles sont très attirées par la lumière et elles peuvent, semble-t-il, voir les objets qui bougent.

Le comportement des embryons et des larves tient non seulement à la forme de leur corps et au degré de développement de leurs organes de locomotion, mais également au fonctionnement de leurs organes sensoriels. Comme nous l'avons mentionné, les embryons ne peuvent pas, dans un premier temps, maintenir leur corps en équilibre dans un plan déterminé; en nageant en tous sens, ils tournent de temps à autre autour de l'axe longitudinal de leur corps. À partir d'un moment donné, ils commencent à nager sans

tourner ainsi, et à maintenir l'équilibre dans le plan voulu, et ce une fois qu'apparaissent et commencent à se développer les organes de sensation statique, c'est-à-dire dès que les conditions suivantes sont remplies : les capsules auditives sont devenues plus grandes que les yeux; à l'intérieur se sont formés les conduits semi-circulaires; le canal endolymphatique apparaît (fig. 27, A).

Le comportement des embryons s'exprime par des états de repos et de mouvement qui se succèdent à tour de rôle, et dont la durée est déterminée uniquement par les besoins de respiration (les organes sensoriels n'interviennent pas encore). Tant que les embryons se développent à l'intérieur de l'enveloppe, ils ne réagissent ni aux stimuli mécaniques ni aux ondes lumineuses, du fait que ces deux facteurs ne jouent alors aucun rôle biologique dans leur mode de vie. Après l'éclosion, il devient vital pour les embryons de se maintenir en flottaison et de s'éloigner du fond. Cela tient non seulement aux besoins de respiration, mais aussi et avant tout à la nécessité de se protéger contre les prédateurs et de se déplacer, en mettant à profit les courants marins, pour gagner d'autres régions de la mer. C'est pourquoi le sens du toucher se développe chez les embryons précisément au moment de l'éclosion (fig. 26, C); ceux-ci acquièrent alors une réponse négative au contact mécanique. Ainsi, lorsqu'ils retombent et frappent le fond avec leur tête, ils ne sont pas indifférents à la sensation du contact, contrairement aux embryons qui viennent de sortir de l'enveloppe, et ils s'activent immédiatement de manière à nager vers le haut.

Parallèlement au sens du toucher se développe le sens de la vue. Tant que

les embryons vivent à l'intérieur de l'enveloppe (et ce même par suite de l'apparition de pigment dans les yeux), ils ne sont pas à même de répondre aux stimuli lumineux (fig. 26, A et B). Dès l'éclosion (fig. 26, C), les embryons répondent à la lumière et ils ont tendance à se diriger vers elle. Si cette tendance se manifeste très faiblement au début, elle se renforce rapidement et elle finit par déterminer l'ensemble du comportement des embryons et des larves. Les embryons se dirigent irrésistiblement vers la source de la lumière et, dans les conditions contrôlées, ils se rassemblent dans les parties les plus éclairées à proximité immédiate des parois de l'aquarium, tout juste en dessous de la surface de l'eau. Ils réagissent immédiatement au changement de l'emplacement de la source de la lumière en se déplaçant dans sa direction. C'est seulement lorsque la lumière est diffuse qu'ils commencent à se disperser et ne forment plus de bancs serrés. Dans les conditions naturelles, la tendance à se diriger vers la lumière se manifeste par le fait que les embryons sortis de l'enveloppe se dirigent vers le haut où ils sont disséminés par les courants. La nuit plus que le jour, ils se concentrent à la surface de l'eau.

La tendance des harengs à se diriger vers la lumière ne faiblit pas lorsqu'ils passent à la période de vie larvaire. Tout comme les embryons, les larves se tiennent dans les régions les plus éclairées. Ainsi, dans les conditions contrôlées, lorsque la lumière émane d'une fenêtre, toutes les larves se rassemblent et se dirigent vers la partie de l'aquarium éclairée par cette fenêtre pour se tenir, à proximité immédiate de la surface de l'eau, dans une aire très limitée mais éclairée; elles se cognent à la paroi de l'aquarium, elles s'agitent en s'efforçant de nager en rangs

serrés vers la lumière. Victimes de leur tendance à se diriger vers la lumière, les larves se tiennent dans la partie éclairée à proximité immédiate des parois, ce qui les empêche d'attraper la nourriture qui ne manque pourtant pas dans l'aquarium. Elles perdent ainsi inutilement leur énergie et finissent par périr faute de nourriture. C'est seulement si la lumière est diffuse (c'est-à-dire lorsque l'aquarium est exposé à la lumière du jour mais protégé du soleil) qu'elles commencent à nager en tous sens et à différentes profondeurs, et qu'elles se nourrissent.

Tout comme les embryons, les larves qui commencent ainsi à se nourrir réagissent positivement aux stimuli lumineux; elles sont cependant incapables de voir ou de distinguer les objets et les organismes qui nagent ou flottent dans l'eau. Il semble qu'elles attrapent leur nourriture sans la voir lorsqu'elles tombent dessus, leur bouche grande ouverte. C'est seulement au cours des périodes plus tardives de développement qu'elles acquièrent la capacité de poursuivre leur proie et de se précipiter sur elle pour la dévorer.

À l'étape embryonnaire et au début de la période de vie larvaire, la réponse à la lumière chez le hareng de la Baltique diffère de celle qui se constate chez d'autres espèces de poissons, fussent-elles voisines. Par exemple, l'alose de la mer Noire (Caspialosa kessleri pontica) commence à répondre à la lumière à un stade plus tardif de développement, soit au moment du passage à la période de vie larvaire. Ses larves répondent positivement à la lumière, mais pas d'une façon aussi nette que les larves du hareng de la Baltique. En aquarium, elles ne se bousculent pas pour

approcher la source de la lumière; elles se tiennent plutôt dispersées et nagent en tous sens. Il est difficile d'expliquer cette différence de comportement vis-à-vis de la lumière chez les deux espèces susmentionnées, d'autant qu'une fois qu'elles sont sorties de l'enveloppe, elles mènent toutes deux une vie pélagique. Il est possible que cette différence tienne à la qualité de l'eau et aux conditions dans lesquelles les alevins se disséminent. Il est également possible que la réponse très nette à la lumière oriente les embryons et les larves du hareng de la Baltique vers la surface de l'eau afin de leur assurer la possibilité d'être disséminées, alors que l'environnement de la mer Noire et de la mer Caspienne fait que ce type de réponse n'est pas nécessaire pour assurer la dissémination.

Il faut rattacher à des facteurs d'un ordre différent le fait que les embryons et les larves d'autres espèces de poissons qui sont attirées par la lumière se tiennent également dans les parties éclairées. Par exemple, les embryons du sandre qui mènent aussi une vie pélagique (en raison de la présence de la goutte d'huile tenant lieu d'organe hydrostatique) saisissent très nettement les modifications au niveau de la provenance de la lumière, tout comme c'est le cas chez les embryons du hareng de la Baltique. Ils quittent inmanquablement la région ombragée de l'aquarium pour se diriger vers la partie éclairée et, si l'ombre plane sur la surface de l'eau, ils sont très agités et se tiennent à proximité immédiate de celle-ci. Toutefois, à la différence des embryons du hareng de la Baltique, lorsque les ondes lumineuses sont projetées avec un certain degré d'intensité, ils se comportent de la même façon en présence de lumière diffuse qu'en présence d'un éclairage latéral. En effet, ils ne se rassemblent pas en rangs serrés devant la paroi de l'aquarium orientée vers

la fenêtre ou à la surface de l'eau, mais ils nagent plutôt dans l'ensemble de la région éclairée et, au moment opportun, ne manquent pas de se procurer la nourriture dont ils ont besoin en la repérant facilement au moyen de la vue.

En dehors du hareng de la Baltique, nous ne connaissons pas de cas où les larves réagissent avec tant d'empressement aux conditions d'éclairage, et qui en situation d'éclairage latéral perdent la capacité de se nourrir et finissent par périr.

Les principales caractéristiques du comportement du hareng de la Baltique au cours de la période embryonnaire sont présentées au tableau 20. On y voit bien que les embryons sont calmes tant qu'ils se développent à l'intérieur de l'enveloppe et que leur comportement est déterminé uniquement par les besoins de respiration. Les périodes d'immobilisation (ou repos) sont relativement longues, allant jusqu'à 105 secondes; leur durée diminue pour se situer entre 24 et 29 secondes (parfois elle baisse au point où elle atteint 2 secondes), mais cela ne se produit pas avant que les embryons aient atteint une longueur de 5 mm. Les périodes de mouvement vont de 1 à 6,5 secondes (parfois elles durent jusqu'à 13 secondes). Les périodes de repos sont donc de 3,9 à 23,3 fois plus longues que les périodes de mouvement. À ce moment, les embryons sont indifférents aux stimuli lumineux ainsi qu'au contact. Les embryons sortis de l'enveloppe atteignent 5 mm de longueur et ils nagent vers le haut sans toutefois parvenir à se détacher pour de bon du fond (au repos, ils retombent en effet au point d'y toucher).

Au repos, les embryons retombent toujours à une profondeur de 7 mm; c'est 2,3 fois plus que la distance qu'ils parcourent en nageant vers le haut. Pour se maintenir en flottaison (c'est-à-dire pour ne pas atteindre le fond à la retombée), il faudrait que la période de repos dure moins de 2,3 fois que la période de mouvement alors que dans les faits, la première est 4,3 fois plus longue que la seconde. Seuls les embryons atteignant 6,5 mm de long arrivent de temps à autre à se détacher du fond; cela se produit lorsque les périodes de repos diminuent pour s'établir entre 1 et 2 secondes (elles durent alors moins longtemps que les périodes de mouvement).

Une fois que les embryons sont sortis de l'enveloppe, leurs propriétés de nage et leur comportement changent, de manière qu'ils puissent se maintenir de façon permanente en flottaison. Les embryons parviennent alors à nager 2,5 fois plus loin en remontant (en 8 secondes, ils s'élèvent maintenant à une profondeur de 18 cm, comparativement à 7 cm auparavant). Ainsi, les périodes de repos, pendant lesquelles les embryons ne sont pas susceptibles de retomber au fond, s'allongent. Auparavant, la durée de ces périodes ne devait dépasser plus de 2,3 fois celle des périodes de mouvement pour que les embryons ne touchent pas au fond en retombant. Maintenant, ces périodes peuvent toutefois être plus longues, mais leur durée ne doit dépasser plus de 3,7 fois celle des périodes de mouvement. Par exemple, si l'embryon dont la remontée durait auparavant 8 secondes touchait alors au fond après 19 secondes de retombée au repos, l'embryon dont la remontée dure maintenant 8 secondes touche au fond après 30 secondes de retombée au repos.

Nous voyons donc que, chez les embryons sortis de l'enveloppe, la durée des périodes de repos diminue par rapport à la durée des périodes de repos dont nous avons relevé les valeurs au cours des stades antérieurs de développement. Ces périodes durent chez ces embryons en moyenne 5 secondes, comparativement à 29 secondes auparavant. Les périodes de repos se raccourcissent encore par la suite, passant à 2,5 secondes. La durée des périodes de mouvement diminue également, bien que dans une moindre mesure; elle est maintenant de 2 à 3,5 secondes, alors qu'elle était de 6,5 secondes auparavant.

En dépit du fait que la durée des périodes de mouvement diminue, les embryons mènent maintenant une vie beaucoup plus mobile; la fréquence des périodes de mouvement s'est en effet accrue parallèlement à la baisse de la durée des périodes de repos, laquelle durée a diminué d'environ 5 fois.

Les embryons mènent désormais une vie beaucoup plus active et mobile qu'auparavant. Les périodes de repos n'excèdent les périodes de mouvement que de 1,2 à 2 fois; c'est très peu si l'on considère que le chiffre analogue était auparavant de 4 ou plus. Au moment du passage au mode de vie larvaire, la durée des périodes de repos se raccourcit encore davantage par rapport à celle des périodes de mouvement, le rapport en question se situant désormais en deçà de 1 (0,7).

Une fois que les embryons sont sortis de l'enveloppe, leur comportement envers les stimuli lumineux et au toucher se modifie : ils sont à la fois très attirés par la lumière et très sensibles au contact.

Les modifications de durée pour ce qui est des périodes de repos et de mouvement, et les changements de comportement face aux stimuli lumineux et au toucher font que les embryons sortis de l'enveloppe ne restent pas au fond mais quittent la profondeur de 4 à 9 mètres où ils se trouvaient jusqu'alors pour se diriger vers la surface de la mer, y mener une vie pélagique et se laisser transporter par les courants loin de la frayère.

En conclusion, nous pouvons constater que le hareng de la Baltique traverse successivement 9 types de comportements au cours de la période embryonnaire. Nous présentons ci-après un résumé de ces comportements pour faciliter la comparaison (voir également le tabl. 20).

I^e type. Embryon immobile; durée du développement : de l'ébauche du corps de l'embryon à l'amorce du processus par lequel le tronc se sépare du sac vitellin.

II^e type. Les embryons s'agitent périodiquement par mouvements convulsifs; le tronc commence à se séparer du sac vitellin et il contient 37 segments ou plus (fig. 25, E).

III^e type. L'extrémité arrière du corps se plie périodiquement, et l'embryon bouge quelque peu à l'intérieur de l'enveloppe. La moitié arrière du tronc (18^e au 20^e segments) se sépare du sac vitellin; celui-ci contient 45 segments (fig. 25, F).

IV^e type. L'extrémité arrière du corps se courbe vigoureusement, ce qui

fait que les embryons se retournent de temps à autre à l'intérieur de l'enveloppe; les embryons sortis de l'enveloppe nagent; ils peuvent, en se retournant de temps à autre, se déplacer à la surface du fond sur une très petite distance. Le processus de redressement du tronc et la séparation de celui-ci du sac vitellin sont terminés; l'embryon a 3,8 mm de long (fig. 25, G).

Ve type. Les embryons se retournent vigoureusement de temps à autre à l'intérieur de l'enveloppe. Sortis de l'enveloppe, ils nagent parfois jusqu'à une profondeur de 7 cm; la durée des périodes de repos étant relativement élevée (elle est 4,3 fois supérieure à la durée des périodes de mouvement), ils retombent toutefois au fond où ils restent immobiles pendant un certain temps. La chute n'est que 2,3 fois plus lente que l'élévation; pour que les embryons puissent se maintenir en flottaison permanente, il faudrait donc que la durée des périodes de repos soit 2 fois plus courte (autrement dit, elle ne devrait dépasser la durée des périodes de mouvement que 2 fois, alors qu'elle est en réalité 4,3 fois supérieure à celle-ci).

Les embryons nagent vers le haut en faisant des zigzags, ils tournent autour de l'axe longitudinal de leur corps et ils retombent verticalement, la tête la première (fig. 26, A et 36, 1). La longueur du corps est de 4,92 mm.

VIe type. Les embryons se retournent à l'intérieur de l'enveloppe plus souvent qu'auparavant (la durée moyenne des périodes de repos est de

15 secondes, alors qu'elle était de 26 secondes auparavant). Les embryons sortis de l'enveloppe nagent vers le haut et se maintiennent presque tout le temps en flottaison. Ils retombent maintenant 3,2 fois plus lentement qu'ils ne remontent; la durée des périodes de repos n'est que de 2,3 fois supérieure à la durée des périodes de mouvement. Les embryons nagent tous de la même façon, ils tournent autour de l'axe de leur corps, mais ils empruntent désormais des directions plus variées (fig. 36); ils ne sont pas encore sensibles aux stimuli lumineux et tactiles. Leur longueur est de 6,25 mm (fig. 26, B).

VII^e type. Les embryons sortent de l'enveloppe et se maintiennent en flottaison permanente. La retombée au repos est maintenant 3,7 fois plus lente que la remontée (3,2 fois auparavant), et la durée des périodes de repos n'est que 1,6 fois supérieure à la durée des périodes de mouvement. Les embryons nagent en différentes directions (mais ils ne peuvent encore virer de façon précise) et ils tournent pour la plupart autour de l'axe de leur corps (fig. 36). La réponse à la lumière est positive mais pas très nette; la réponse au contact est négative. La longueur du corps est de 6,62 mm (fig. 26, C).

VIII^e type. En nageant, les embryons ne tournent plus autour de l'axe de leur corps. Ils nagent en différentes directions, et ce de façon plus ordonnée qu'auparavant (fig. 37, A). Réponse à la lumière positive, très nette; la réponse au contact est négative. La longueur du corps est de 7,48 à 7,98 mm (fig. 27, A et B).

IX^e type. Les embryons nagent sans tourner, leur corps prend différentes positions, souvent un flanc tourné vers le haut; ils peuvent se tenir à la surface de l'eau en faisant frétiller la partie arrière du corps (fig. 37, B). Même réponse à la lumière et au contact. La longueur du corps est de 8,22 mm (fig. 27, C).

Les alevins du hareng de la Baltique s'éloignent peu à peu de la frayère et se dispersent en différentes régions du golf de Riga.

D'après les observations de L. Rannak, durant la période qui va de leur sortie de l'enveloppe à la disparition du sac vitellin, les alevins du hareng de la Baltique se tiennent à une profondeur de 1,9 à 18 mètres dans le golf de Riga (rappelons-nous cependant que la nuit, ils s'élèvent jusqu'à la surface).

Les jeunes larves (moins de 18 mm de long) se tiennent à une profondeur de 1,4 à 24 mètres, mais le gros d'entre elles se situent à une profondeur allant de 5 à 11 mètres. Les larves de 18 à 20 mm de long se concentrent dans les régions côtières à fond sablonneux, à une profondeur de 2 à 3 mètres. Les alevins de 32 à 50 mm se tiennent entre 3 et 4 mètres de profondeur autour de petites îles, dans les endroits peu profonds au fond sablonneux. Plus tard, les jeunes poissons se déplaceront vers le large pour gagner des profondeurs de 15 à 36 mètres.

12. APERÇU DES DIFFÉRENCES DE DÉVELOPPEMENT CHEZ LE HARENG DE LA BALTIQUE ET LE HARENG DE LA MER NOIRE

L'alose de la mer Noire (ou du Don) - Caspialosa kessleri pontica (Eichwald) -, tout comme les autres poissons du genre Caspialosa mais à la différence du hareng de la Baltique et des espèces du genre Clupea qui déposent leurs oeufs au fond, dépose des oeufs pélagiques qui se développent en flottaison. Outre certains autres facteurs que nous n'avons pu aborder dans le cadre de la présente étude, ces différences déterminent les particularités du développement chez les espèces précitées. Nous présentons ci-dessous certains de ces traits.

1. Chez l'alose de la mer Noire, les oeufs non fécondés et activés par l'eau ne se développent pas de la même façon que les oeufs du hareng de la Baltique; nous observons très souvent que le tubercule plasmatique non divisé se détache presque tout entier et qu'il n'y a pas de divisions successives. À la différence de ce que nous constatons chez le hareng de la Baltique, nous n'observons pas le détachement du tubercule plasmatique, mais les oeufs font l'objet de divisions très caractéristiques.

2. L'enveloppe des oeufs de l'alose du Don n'est pas visqueuse. Leur flottabilité découle non pas de modifications internes mais du fait qu'une quantité considérable d'eau pénètre dans la cavité périvitelline, ce qui fait augmenter le volume de l'enveloppe dont le diamètre atteint 3 mm. Chez le hareng de la Baltique, l'enveloppe est plutôt gluante et son diamètre atteint 1,5 mm, alors que la cavité périvitelline n'est pas volumineuse.

3. Chez l'alose du Don, nous voyons très nettement les noyaux qui apparaissent dans la périrégion au cours de la gastrula. En ce qui concerne le hareng, les vésicules semblables ne se constatent pas chez la plupart des oeufs, alors que nous pouvons les voir - pas très nettement, toutefois - chez d'autres espèces. Nous ne savons pas à quoi tient ce phénomène.

4. Les embryons de l'alose du Don sortent de leur enveloppe à un stade plus précoce, soit au moment où s'amorce le processus par lequel l'extrémité avant de la tête se sépare du sac vitellin; les embryons acquièrent alors la capacité de nager vers le haut, de tourner autour de l'axe longitudinal de leur corps et de mener de façon indépendante une vie pélagique. L'éclosion précoce des oeufs pélagiques - qu'emporte le courant de la rivière - augmente la viabilité des alevins, du fait qu'elle écarte le danger qu'ils périssent en adhérant au fond dans un endroit situé à l'abri du courant de la rivière. Dans le cas des embryons du hareng de la Baltique - où les oeufs adhèrent au fond aux endroits bien aérés et dépourvus de prédateurs -, l'éclosion précoce est inutile du point de vue biologique; ainsi, ses embryons sortent de l'enveloppe à des périodes de développement beaucoup plus tardives lorsque le processus de redressement de la tête est terminé, et ils acquièrent plus facilement la capacité de nager.

5. Comme les embryons de l'alose du Don se développent en flottaison et que l'éclosion précoce détermine chez eux la façon de nager (en spirale), le pigment dans les téguments du corps apparaît à un stade précoce, soit au

moment de l'éclosion ou aussitôt que l'extrémité arrière du tronc s'est séparée du sac vitellin; le pigment recouvre alors régulièrement l'ensemble de la surface du corps et du sac vitellin. Du point de vue biologique, cela tient, semble-t-il, au fait que les embryons ne nagent pas dans une position déterminée, en tournant sans arrêt. Au cours des stades plus tardifs, pendant que les embryons stabilisent leur façon de nager et ne tournent plus autour de l'axe de leur corps, le pigment se dépose sous forme de bandes le long de l'intestin et disparaît du tégument du corps (mais non du sac vitellin). Chez les embryons du hareng de la Baltique - ils se développent longtemps au fond de la mer, sortent de l'enveloppe à une période beaucoup plus tardive et commencent rapidement à nager de façon plus ordonnée et sans tourner en spirale -, le pigment noir apparaît plus tard, soit peu avant l'éclosion lorsque la tête se redresse, et il ne recouvre pas tout le corps mais se dépose en forme de bandes le long de l'intestin.

6. Dans les yeux de l'alose du Don, le pigment jaune apparaît avant le pigment noir et la guanine; dans les yeux du hareng de la Baltique, c'est le pigment noir qui apparaît d'abord, puis le pigment jaune et la guanine. Nous ne savons pas à quoi tient cette différence; nous pouvons toutefois dire que le comportement des deux espèces en présence de lumière fournit certains éléments d'explication.

7. Les embryons de l'alose du Don ne répondent pas à la lumière pendant longtemps une fois qu'ils sont sortis de l'enveloppe. La tendance à se diriger vers la lumière commence à se manifester, bien que faiblement, à la fin de la période embryonnaire. Les embryons du hareng de la Baltique se

dirigent vers la lumière immédiatement après l'éclosion et, très vite, cette réaction se manifeste très nettement. La différence au niveau du comportement en présence de lumière, c'est-à-dire la réponse positive plus précoce et plus nette chez le hareng de la Baltique, tient vraisemblablement à certaines particularités encore inexpliquées de l'habitat, ainsi qu'au mode de vie de chacune des deux espèces.

8. Chez l'alose du Don, les érythrocytes commencent à apparaître en petites quantités au moment du passage à la période de vie larvaire. Chez le hareng de la Baltique, ils apparaissent beaucoup plus tard, soit vers la fin de la période larvaire. Nous ne savons à quoi tient cette différence.

9. Chez les larves de l'alose du Don, le foie occupe une position plus avancée et il est plus court que chez le hareng de la Baltique (dans le premier cas, il est disposé entre les 8^{e} à 14^{e} segments, et dans le second, entre les 9^{e} à 20^{e} segments).

10. L'alose du Don et le hareng de la Baltique se différencient par leur segmentation et leur restructuration au moment du passage à l'âge adulte. Dans le tronc des larves de l'alose du Don, nous constatons entre 40 et 42 segments (dans de rares cas - 45); les larves du hareng de la Baltique sont plus longues, leur tronc contient de 45 à 47 segments (dans de rares cas - 43). La longueur de la queue est la même chez les larves des deux espèces. Chez l'alose du Don, au moment du passage à l'état adulte, l'anus se déplace pour se situer par-devant le 36^{e} segment, le tronc se raccourcit et la queue s'allonge - sa longueur atteint 62,2 % de la longueur du

tronc -, et la longueur de la queue (incluant la nageoire caudale) atteint 94,2 % (tabl. 21). Chez le hareng de la Baltique, l'anus ne se déplace pas pour se loger à l'avant du 43e segment; c'est pourquoi la queue est relativement courte, n'atteignant que 53,5 et 83,2 %* de la longueur du tronc. Toutes proportions gardées, l'alose du Don a une queue plus puissante et une tête plus longue que le hareng de la Baltique. Il s'agit là de particularités biologiques de ces deux espèces.

11. Les dents, chez l'alose du Don, apparaissent très tôt, soit avant le passage à la période larvaire, et comparativement plus tard chez le hareng de la Baltique, soit vraisemblablement au cours de la troisième étape de la période larvaire.

13. DÉVELOPPEMENT DU HARENG DE LA BALTIQUE DANS UNE EAU À SALINITÉ ÉLEVÉE

Dans les conditions naturelles, le hareng de la Baltique se développe dans une eau de mer qui est très peu salée, puisque sa salinité atteint à peine 4 ou 5 pour mille. Nombre de chercheurs s'interrogent à l'heure actuelle sur l'opportunité d'ensemencer le hareng de la Baltique dans la mer Blanche. On suppose en effet que cette espèce peut y trouver des secteurs d'eau peu salée qu'elle affectionne, notamment dans les régions estuariennes. Mais cela ne veut pas dire pour autant que le hareng de la Baltique peut s'y acclimater, vu que les embryons, une fois sortis de

---

* N.D.T. : Sic.

l'enveloppe, seraient transportés à partir de frayères vers des régions où la salinité de l'eau est nettement plus élevée (25 pour mille) que dans la Baltique. C'est pourquoi, pour répondre à la question de savoir s'il est opportun d'introduire le hareng de la Baltique dans la mer Blanche, il importe de connaître l'incidence qu'une eau de mer à salinité plus élevée que celle de la Baltique aurait sur leur développement. Aux pages suivantes, nous présentons certaines données sur le comportement du hareng de la Baltique dans la mer Blanche au cours de la période de développement embryonnaire.

Dans une eau à salinité de 25 pour mille, les oeufs sont fécondés de façon normale; le processus de développement démarre. Bien que la salinité soit élevée, l'eau pénètre sous l'enveloppe et celle-ci se dilate; entre elle et la cellule se forme une cavité périvitelline dont les dimensions sont normales (elle n'est pas trop petite) - sa taille relative est de 1,4 (rapport diamètre de l'enveloppe/diamètre du sac vitellin). Le processus de division ainsi que la formation de la morula et de la blastula se font selon le même rythme que dans l'eau moins salée. L'influence de l'eau de mer ne se manifeste au cours de ces stades qu'au niveau de la structure du sac vitellin qui prend une forme beaucoup plus nette et anguleuse. Le sac vitellin conserve cette particularité également au cours des stades plus tardifs.

Au moment où se forme le corps de l'embryon (20 à 22 segments, parfois plus), la surface du sac vitellin devient dans certains cas mamelonnée, ce qui se produit sous la poussée vers l'extérieur des grains de vitellus

(fig. 38, A). Nous constatons des différences également au niveau du développement de la vésicule de Kupfer; chez certains embryons, celle-ci est extrêmement volumineuse (fig. 38, B), alors qu'elle est absente chez d'autres.

Le processus de segmentation du corps se termine à l'âge de 2 jours 5 heures (à 18 °C), tout comme c'est le cas chez les embryons qui se développent dans l'eau peu salée. La seule différence se constate au niveau du pouls : chez les premiers, le coeur produit 90 battements à la minute et 86 chez les seconds.

Par la suite (à l'âge de 3 jours; 19 °C), l'activité cardiaque chez les embryons - dont l'aspect est pourtant normal - présente de très nettes irrégularités : les périodes de pulsation durent entre 3 et 36 secondes et les périodes d'arrêt entre 26 et 38 secondes. Chez certains embryons, des foyers de nécrose apparaissent à l'intérieur du sac vitellin.

Au cours des étapes ultérieures, le travail du coeur s'améliore mais présente toujours des irrégularités. À l'âge de 5 jours (à 18 °C), presque tous les embryons sortent de l'enveloppe mais la plupart d'entre eux sont difformes : le tronc et la queue sont repliés, chez les uns de côté, chez d'autres vers le bas (fig. 38, C). Ces embryons ne peuvent se redresser ni nager; impuissants, ils frétillent sans pouvoir se déplacer.

Chez de nombreux embryons, les foyers de nécrose au niveau du sac vitellin se multiplient.

Les embryons droits, capables de nager, paraissent de prime abord tout à fait normaux; en réalité, ils possèdent également des anomalies structurelles. Chez un grand nombre d'entre eux, le foie est raccourci et se loge dans une région qui s'étend sur à peine 3 segments (soit du 9e au 11e segment); l'intestin est situé immédiatement derrière le foie sur un secteur pas très long mais large - comme c'est d'ailleurs le cas de l'estomac -, et il est rempli d'une matière très dense (fig. 39, A). Dans les conditions normales, l'intestin est toujours droit et mince, n'est pas gonflé derrière le foie et ne contient aucune matière; par contre le foie est très long et il s'étale sur une région de 8 à 19 segments.

Outre les particularités précitées qui se constatent aussi bien chez les embryons droits que courbés, la capsule auditive subit, elle aussi, une modification particulière au cours des stades tardifs de développement. Dans sa partie supérieure, plus précisément dans la région du canal endolymphatique, se forme une grande saillie dirigée vers le haut, si bien que la capsule perd sa forme ronde et acquiert un aspect tout à fait particulier (fig. 38, C et D). La structure interne de la capsule auditive est également anormale, et les conduits semi-circulaires n'ont pas le même aspect selon que nous les observons chez tel ou tel embryon (fig. 38, C; 39, A et B). Chez certains, ils ne sont pas suffisamment développés alors qu'ils sont absents chez d'autres.

En fin de compte, tous les embryons (ceux qui sont difformes et tordus comme ceux qui sont droits) périssent sans atteindre le stade de développement larvaire).

Certains écarts de développement, par exemple, la courbure du corps vers le côté ou vers le bas, ne tiennent pas à la salinité élevée de l'eau, puisque nous les constatons également chez les embryons qui se développent dans les conditions normales en eau peu salée.

Les écarts spécifiques dus à l'action d'une eau très salée peuvent être présentés ainsi : 1) condensation de la masse du jaune d'oeuf, et formation de saillies et de mamelons à la surface du sac vitellin; 2) gonflement, à l'arrière du foie, de l'intestin qui se remplit d'une matière dense; 3) raccourcissement du foie; 4) irrégularités au niveau de l'activité cardiaque; 5) saillie sur la capsule auditive dans la région du canal endolymphatique et faible développement des conduits semi-circulaires.

Au cours d'une autre série d'expériences, nous avons laissé les oeufs du hareng de la Baltique se développer, jusqu'à la fermeture du blastopore, dans les eaux peu salées de la Baie Pärnu (salinité de 4,5 à 5 pour mille) - c'est-à-dire dans les conditions normales. Nous les avons alors introduits dans les eaux de la mer Blanche dont la salinité atteint 25 pour mille. Pendant un certain temps, les embryons ont continué à se développer normalement, mais l'influence de l'eau salée n'a pas tardé à se manifester.

De prime abord, la qualité de l'eau n'a pas d'incidence notable sur la structure du vitellus; les grains de jaune conservent leur aspect habituel et nous constatons chez tous les embryons l'absence de mamelons sur le sac vitellin. Au cours des stades plus tardifs, le sac vitellin commence à devenir trouble chez de nombreux embryons, ceux-ci ne peuvent sortir à

temps de l'enveloppe et finissent par périr. Chez tous les embryons (sauf 3) qui sont sortis de l'enveloppe à temps, soit à l'âge de 5 jours, l'extrémité arrière du corps est plus ou moins courbée vers le haut. Chez certains d'entre eux, le travail du coeur présente des irrégularités. Chez un grand nombre d'entre eux, le secteur de l'intestin derrière le foie est nettement gonflé, et le rapport cellules de la corde dorsale/segments musculaires est anormal. Dans la région de l'estomac et du foie, les cellules (ou les segments) de la corde dorsale sont trop saillantes (chacune d'elles correspond à 2 segments musculaires, plutôt qu'à 1 comme c'est le cas habituellement), alors qu'au niveau de la partie arrière du tronc, les cellules de la corde dorsale s'amenuisent à mesure qu'elles longent les segments musculaires dont chacun correspond non pas à 1 mais à 2 cellules (fig. 38, E). Chez presque la totalité de ces embryons, le cerveau commence à devenir trouble et ils finissent par périr.

Parmi les embryons sortis de l'enveloppe, seulement 3 se sont redressés comme le font les embryons normaux. Chez 2 d'entre eux (tout comme dans le cas de la plupart des embryons recourbés), les capsules auditives forment des saillies vers le haut dans la région du canal endolymphatique et, à la place des conduits semi-circulaires, nous observons des formations d'aspect irrégulier, allongées ou disposées verticalement (fig. 38, D). Chez un seul des embryons redressés apparaissent des conduits semi-circulaires dans les capsules auditives et celles-ci ont une forme presque régulière (elles un peu moins rondes que la normale; voir la fig. 39, B). Se rapprochant le plus de la normale parmi les embryons susmentionnés, ce dernier a vécu le plus longtemps; il est mort au bout de 8 jours, mais c'est encore plus tôt

que les larves qui se développent en eau peu salée. Rappelons-nous que ces dernières périssaient par défaut de nourriture, alors que les embryons se développant dans une eau à salinité élevée disparaissaient à un stade beaucoup plus précoce où ils n'avaient pas encore besoin de se nourrir. Nous pouvons donc conclure que c'est la qualité de l'eau et non la carence de nourriture qui a entraîné en l'occurrence la mort des embryons.

Nous voyons ainsi que le séjour des oeufs du hareng de la Baltique dans une eau très salée pendant les stades tardifs (soit après la fermeture du blastopore) conduit au même résultat qu'un séjour dans l'eau salée au moment de la fécondation. Dans les deux cas, seuls de rares embryons parmi les mieux développés par rapport à la normale vivent jusqu'à la fin de la période embryonnaire; ils périssent toutefois plus tôt que les larves se développant dans une eau moins salée.

Dans chacune des deux séries d'expériences précitées, l'exposition des oeufs à l'eau salée a donné lieu à des modifications (certaines étaient analogues, d'autres différentes). Ainsi, nous avons constaté à la fois le gonflement de la capsule auditive dans la région du canal endolymphatique et une anomalie de développement au niveau des conduits semi-circulaires, l'élargissement de l'intestin qui devenait par là une sorte d'estomac et simultanément le raccourcissement du foie, l'apparition des foyers de nécrose dans le sac vitellin et des irrégularités pour ce qui est du travail du coeur. La condensation des grains de vitellus et la formation de mamelons sur le sac vitellin ont été constatées seulement chez les oeufs déposés au début du développement dans une eau très salée. Enfin, une

courbure (plus ou moins prononcée) de la queue et du tronc vers le haut et une anomalie dans la structure cellulaire de la corde dorsale ont été observées au cours des stades tardifs (soit après la fermeture du blastopore) chez la plupart des embryons déposés dans une eau très salée. Tous ces écarts au niveau du développement peuvent être considérés comme étant propres à l'espèce et nous pouvons les attribuer à la qualité de l'eau (qui était en l'occurrence très salée). Les oeufs, qui se développent d'ordinaire en eau peu salée mais dans des conditions d'aération peu favorables et à des températures élevées, peuvent faire l'objet de diverses difformités qui sont toutefois d'un autre ordre : des embryons courbés vers le haut, semblables à ceux illustrés à la figure 38, E, sont très rares dans des conditions de ce genre. Par contre, des embryons courbés vers le côté ou vers le bas (semblables à ceux illustrés à la figure 38, C) se rencontrent assez souvent dans l'eau à salinité normale où les conditions sont toutefois peu favorables au développement. C'est pourquoi la plupart des difformités que nous avons constatées au cours de la première série d'expériences ne sauraient être attribuables à l'action que l'eau salée exerce sur les oeufs.

De toutes les modifications du développement attribuables à l'influence de l'eau salée, le plus d'intérêt présentent l'élargissement de l'intestin qui devient une sorte d'estomac, et, en particulier, les saillies sur les capsules auditives dans la région du canal endolymphatique, y compris les modifications du processus de développement qui en découlent pour les conduits semi-circulaires. Si l'apparition, au cours des stades précoces, de mamelons sur le sac vitellin et la présence de nécroses peuvent

s'expliquer par l'action directe hypertonique que l'eau de mer exerce sur les oeufs, nous ne pouvons expliquer ainsi les modifications au niveau de l'intestin et des capsules auditives. Ce phénomène tient en effet à un principe de développement fondamental et beaucoup plus complexe, dont il convient de rechercher l'explication au niveau de la relation entre l'organisme vivant et le milieu dans lequel il évolue.

À la lumière des données susmentionnées, nous pouvons conclure que le hareng de la Baltique ne saurait s'acclimater à l'habitat de la mer Blanche si ses oeufs et ses embryons y sont exposés à une eau dont la salinité atteint 25 pour mille. Bien entendu, les données dont nous disposons sont insuffisantes pour déterminer de façon définitive s'il est possible d'établir le hareng de la Baltique dans la mer Blanche. Pour ce faire, il nous faut étudier davantage la salinité dans les secteurs de frayères possibles, établir l'itinéraire des courants, examiner les conditions dans lesquelles les alevins se disséminaient des lieux de reproduction vers les secteurs plus salés de la mer, et déterminer la salinité maximale de l'eau dans laquelle les oeufs du hareng de la Baltique peuvent se développer d'une façon tout à fait normale.

BIBLIOGRAPHIE

(titres en russe seulement)

Bokova, E. N., Nourriture des alevins des poissons faisant l'objet d'une exploitation industrielle en mer Baltique, Travaux de l'Institut VNIRO, vol. 26, 1953.

Fridlïand, I. G., Reproduction des clupéidés sur la côte sud-ouest de l'île Sakhaline, Bulletin de l'Institut TINRO, vol. 35, 1951.

Isiï Siro, Élevage des clupéidés en milieu contrôlé, Rapports du secteur hydraulique de la base expérimentale de la partie sud de l'île Sakhaline, traduction du japonais (par L. I. Khovrin), 1938.

Karinskiï, IOU., Particularités du développement embryonnaire du hareng de la mer Blanche, Travaux de l'Institut technique de pisciculture de Moscou, n° 1, 1938.

Kessler, K., Voyage dans la région côtière de la mer Noire.

Khaldinova, N. T., Données sur le développement de l'alose de la Volga, Journal zoologique, vol. 19, fasc. 5, 1940.

Kolpakova, V. A., Morphologie des oeufs en maturation chez l'alose, le sandre et le brème de la Volga, Journal zoologique, vol. 30, 1951.

Krasnova, K. V., Le frai chez l'alose de la Volga (C. volgensis) dans l'estuaire de la Volga, Rapports de l'Institut VNIRO, n° 9, 1947.

Krasnova, K. V., Lieux et conditions de frai des anchois dans le nord de la mer Caspienne, Rapports de l'Institut VNIRO, n° 8, 1947a.

Kryzhanovskiĭ, S. G., Particularités des oeufs mûrs chez les poissons osseux, Problèmes d'ichtyologie, fasc. 1, 1953.

Mal'iatskiĭ, S. M., Migration des aloses dans la région nord-est de la mer Noire; Migration dans la mer d'Azov, Travaux de la base biologique de Novorossiĭsk, Rostov-sur-le-Don, 1931.

Mikheev, P. V., Particularités biologiques de la reproduction des poissons phitophiles dans les frayères flottantes en pleine mer, Travaux de l'Institut VNIPR, vol. 6, 1953.

Nusenbaum, L. M., Surmaturation des oeufs en tant que cause d'une baisse de qualité en pisciculture, Travaux du Laboratoire en pisciculture, vol. 2, 1949.

Pertsova-Ostroumova, Étude systématique des oeufs et des pré-larves chez les clupéidés du nord de la mer Caspienne, Travaux de l'Institut VNIRO, vol. 18, 1951.

Piskounov, A. P., Fécondité chez les clupéidés se reproduisant sur la côte ouest de l'île Sakhaline, Journal zoologique, vol. 31, fasc. 1, 1952.

Probatov, A. N., Frolov, A. I., Les clupéidés de l'île Tonnaï, Bulletin de l'Institut TINRO, vol. 35, 1951.

Rannak, L. A., Les frayères, le frai et l'évaluation de la viabilité des lignées futures du hareng de la Baltique dans les eaux de la RSS d'Estonie, Travaux de l'Institut VNIRO, vol. 26, 1953.

Rass, T. S., Pigmentation des embryons et des larves chez les clupéidés, Bulletin du MOIP, section biologie, vol. 16, fasc. 3, 1937.

Shmidt, P. IOU., La migration des poissons, 1947.

Syrovatskiĭ, I., Périodes de vie en rivière chez l'alose du Don (Caspialosa pontica), Travaux de la base de pisciculture de Kouban, vol. 6, 1940.

Talin, D. S., La reproduction des aloses (Caspialosa pontica), Mémoires de l'université de Perm, vol. 2, fasc. 4, 1936.

Tonkikh, I. V., Écologie du frai chez l'alose du Don (Caspialosa pontica), Travaux de la base de pisciculture du Don et de Kouban, fasc. 5, 1937.

Troitskiĭ, S. K., Incidence de l'éclusage dans le bassin du Don sur la pisciculture de la mer d'Azov, Travaux de la base de pisciculture de la mer d'Azov et de la mer Noire, fasc. 6, 1930.

Vinogradskaia, S. S., Modifications de la composition chimique des oeufs en période de maturation chez certains poissons de la mer Noire, Journal zoologique, vol. 33, n° 1, 1954.

Vladimorov, V. I., Particularités de la structure des urètres chez les poissons du genre Clupeonella (Clupeidae), Rapports de l'Académie des sciences de l'URSS, vol. 63, n° 6, 1948.

Vladimirov, V. I., Positions systématiques du "tyulka" (Clupeonella delicatula - Nordmann) de la mer d'Azov et de la mer Noire, Rapports de l'Académie des sciences de l'URSS, vol. 70, n° 1, 1950.

Vladimirov, V. I., Biologie et survie des larves des clupéidés du Danube, Travaux de l'Institut d'hydrologie de l'Académie des sciences de la RSS d'Ukraine, n° 29, 1953.

Vladimirov, V. I., Conditions de reproduction des poissons dans le bassin du cours inférieur du Dniepr et perspectives de reproduction en prévision de la construction du complexe hydro-électrique de Kakhovsk, Travaux de l'Institut d'hydrologie de l'Académie des sciences de la RSS d'Ukraine, n° 31, 1953a.

Vodianitskiĭ, V. A., Connaissance de la faune du lac Abraou, Travaux de la base biologique "V. M. Arnol'd" de Novorossiĭsk, fasc. 4, 1930.

Zalenskiĭ, V. , Histoire du développement du sterlet (Acipenser ruthenus), Travaux de la Société naturaliste de l'université de Kazan, vol. 7, fasc. 3, 1878.

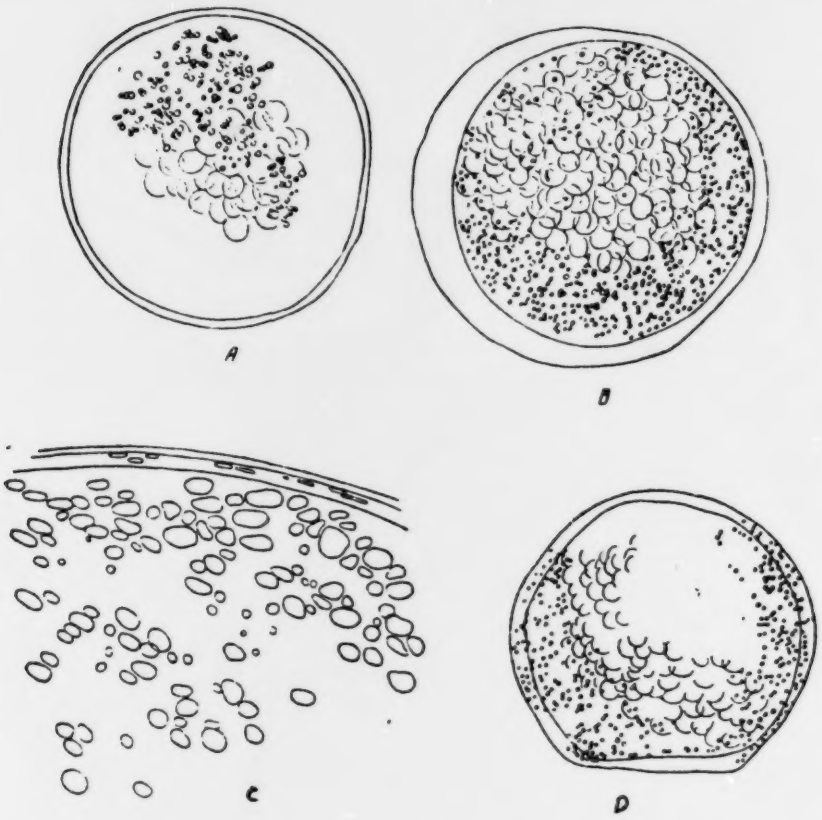

Figure 20 - Oeuf mûr du hareng de la Baltique

A - Oeuf mûr, non fécondé, après 5 heures de séjour dans l'eau; l'enveloppe se détache à peine; diamètre de 1 mm. Les gouttelettes dans le plasma et la structure interne du vitellus ne sont illustrées que sur une section, la structure étant par ailleurs semblable.
B - Oeuf mûr, non fécondé, après 10 heures de séjour dans l'eau. À certains endroits, les gouttelettes se détachent du plasma pour se grouper en-dessous de l'enveloppe; l'enveloppe se détache nettement; diamètre de 1,1 mm; toutes les gouttelettes sont illustrées.
C - Structure de l'enveloppe (granules) - fort agrandissement; extrémité de l'enveloppe présentée en coupe optique; on montre les couches de l'enveloppe et la disposition de granules à l'intérieur.
D - Oeuf mûr après 28 heures de séjour dans l'eau. Diamètre de l'enveloppe - 0,95 mm, celui du sac vitellin - 0,90 mm. L'enveloppe se détache à peine; elle contient les granules (illustrées sur deux sections de l'enveloppe seulement). Absence de gouttelettes dans le plasma.

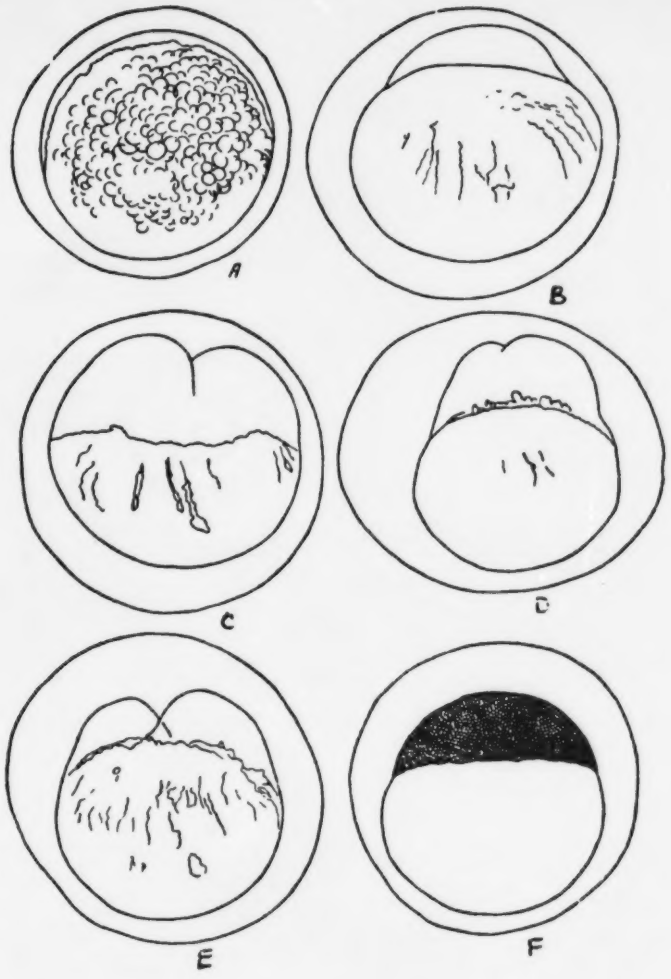

Figure 21 - Stades précoces de développement du hareng de la Baltique

A - Oeuf fécondé depuis 34 min; absence de gouttelettes dans le plasma, l'enveloppe se détache; le diamètre de l'enveloppe est de 1,12 mm et celui du sac vitellin de 0,95 mm; température 17 °C.
B - Âge - 1 h 45 min; tubercule plasmatique formé; le diamètre de l'enveloppe est de 1,15 mm et celui du sac vitellin de 0,83 mm; hauteur du tubercule - 0,15 mm; température 17 °C.
C - Âge - 2 h 5 min : deux blastomères, le diam. de l'enveloppe est de 1,2 mm et celui du sac vitellin de 1,2 mm; hauteur du sac vitellin - 0,5 mm; hauteur du tubercule plasmatique - 0,45 mm; (temp. 17 °C).
D - Oeuf d'une autre femelle : âge - 1 heure, début de la division : le diam. de l'enveloppe est de 1,3 à 1,2 mm, celui du sac vitellin de 0,82 à 0,65 mm; hauteur du tubercule plasmatique - 0,3 mm (temp. 15 °C).
E - Le même oeuf, âge - 1 h 25 min, deux blastomères; le diam. de l'enveloppe est de 1,3 mm et celui du sac vitellin de 0,90 à 0,75 mm (temp. 15 °C).
F - Le même oeuf, âge - 8 h 20 min; morula à petites cellules; le diam. de l'enveloppe est de 1,15 mm et celui du sac vitellin de 0,9 à 0,6 mm; hauteur du blastodisque - 0,3 mm (temp. 17 °C). Les grains de vitellus dans le sac vitellin sont illustrés sur tous les dessins, sauf le dessin A.

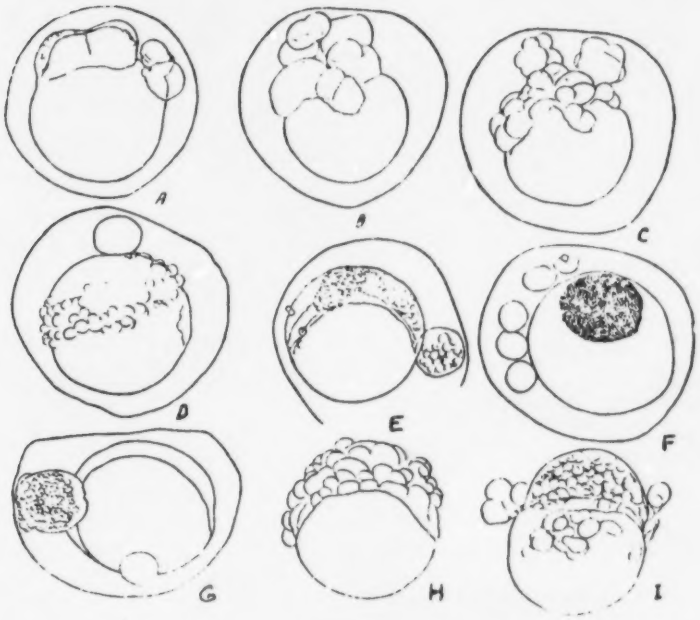

Figure 22 - Déformations - stades précoces de développement

A - 6 blastomères de tailles différentes, âge - 3 heures 15 min.
B - 11 blastomères de grandeurs différentes, âge - 4 heures.
C - Morula irrégulière, âge - 5 h 15 min.
D - Morula irrégulière, beaucoup de blastomères fusionnent dans une masse non cellulaire, âge - 6 h 45 min.
E - Îlot à petites cellules dans une masse non cellulaire (morula à îlots), âge - 8 h 15 min.
F - Micromorula, âge - 11 heures.
G - Morula, sans vitellus; se développe à partir des blastomères, se détache de l'ovule; âge - 12 heures.
H - Morula avec blastomères de différentes tailles, âge - 5 heures.
I - Morula à blastomères dispersés et détachés.
Les dessins A à E illustrent le développement du même oeuf à la température de 17 °C.

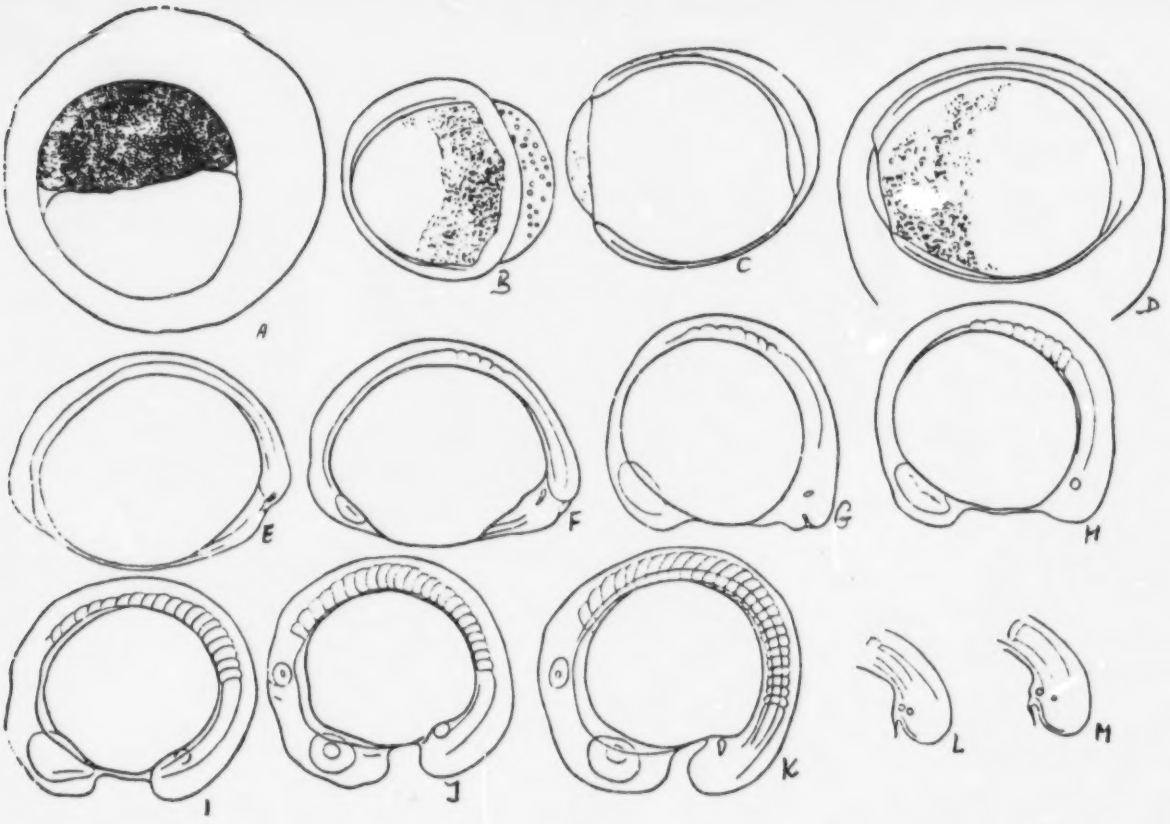

Figure 23 - Développement du hareng de la Baltique

A - Blastula, âge - 12 h 30 min; le diamètre de l'enveloppe est de 1,2 mm et celui du sac vitellin de 0,75 mm (à 23 °C).
B - Début de la gastrula, âge - 14 h 45 min; noyaux sur la surface du vitellus dans le périblaste.
C - Gastrula, formation du bourrelet mésodermique de la tête, âge - 25 h 55 min (à 15 °C).
D - Gastrula, petit blastopore, âge 24 heures (temp. 14 °C).
E - Fermeture des lèvres du blastopore, âge 24 heures (à 14 °C).
F - Début de la segmentation, 3 segments, âge 25 h 30 min.
G - Formation des germes des yeux et de la vésicule de Kupfer, 6 segments; âge 29 heures.
H - 9 segments, âge 31 heures.
I - 18 segments, apparition de la placode auditive, âge 33 heures.
J - 24 segments, formation de la vésicule auditive, âge 36 heures.
K - 27 segments, étirement de la vésicule de Kupfer dans le bourgeon de la queue, âge 38 heures.
L - Division de la vésicule de Kupfer, âge 38 h 30 min.
M - Séparation et diminution des vésicules formées, âge 38 h 33 min.
Les dessins E à I représentent le développement du même oeuf à la température de 14 °C.

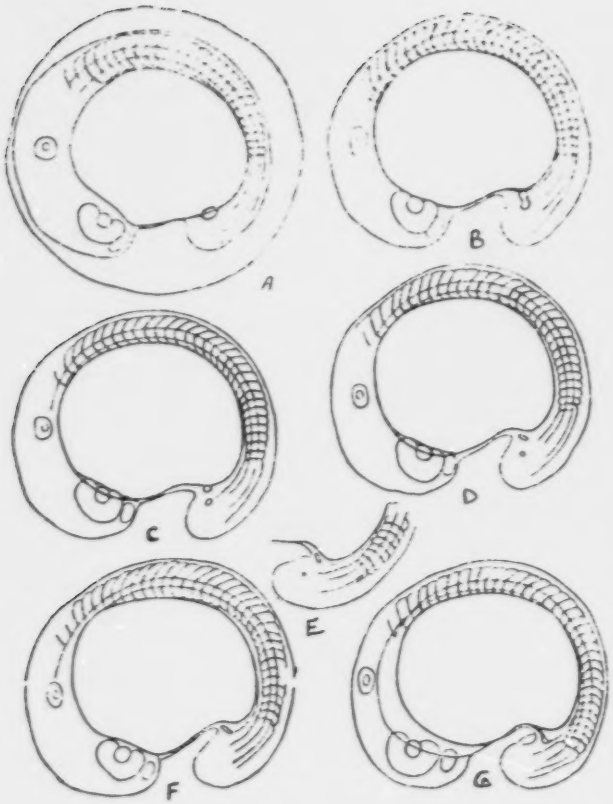

Figure 24 - Processus de division de la vésicule de Kupfer (chez le même embryon) à la température de 15,8 °C

A - 26 segments, la vésicule de Kupfer est dans le bourgeon de la queue, âge 48 h 30 min.
B - 30 segments, étirement de la vésicule de Kupfer, âge 50 h 10 min.
C - 30 segments, la vésicule se divise en deux vésicules d'une plus petite taille, âge 50 h 30 min.
D - 30 segments, le volume des vésicules diminue, 50 h 50 min.
E - Vésicule arrière avant sa disparition, âge 51 h 20 min.
F - 33 segments, seule la vésicule avant reste, âge 51 h 35 min.
G - 34 segments, la vésicule avant disparaît, âge 52 h 15 min. Début du redressement du tronc et séparation de celui-ci du sac vitellin.

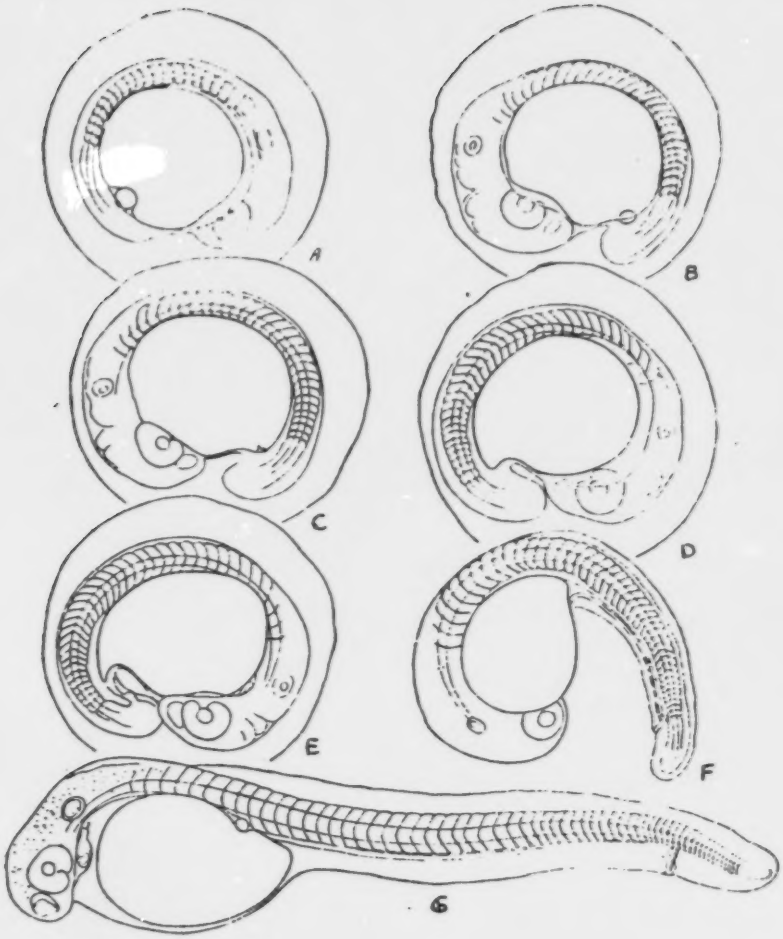

Figure 25 - Développement du tronc et sa séparation du sac vitellin

A - 21 segments, la vésicule de Kupfer est très grande, âge 3 jours 20 min.
B - 30 segments, formation du bourgeon de la queue et des secteurs du cerveau, âge 3 jours 4 heures.
C - 31 segments, rétrécissement de la vésicule de Kupfer, âge trois jours 6 heures.
D - 35 segments, allongement du sac vitellin, disparition de la vésicule de Kupfer; âge 3 jours 9 heures 20 min.
E - 37 segments, début de la séparation de la partie arrière du tronc du sac vitellin, âge 3 jours 11 h 20 min.
F - 45 segments, le tronc se sépare du sac vitellin jusqu'au 18^{e} segment, âge 2 jours 3 heures; 17 °.
G - Longueur - 3,66 mm, 59 segments (46 dans le tronc); le tronc se redresse, le processus de séparation se termine; âge 4 jours 10 heures. Tous les embryons, sauf celui illustré au dessin D, sont formés à partir d'oeufs fécondés le 28 mai et se développant à une température de 10 à 11 °C.

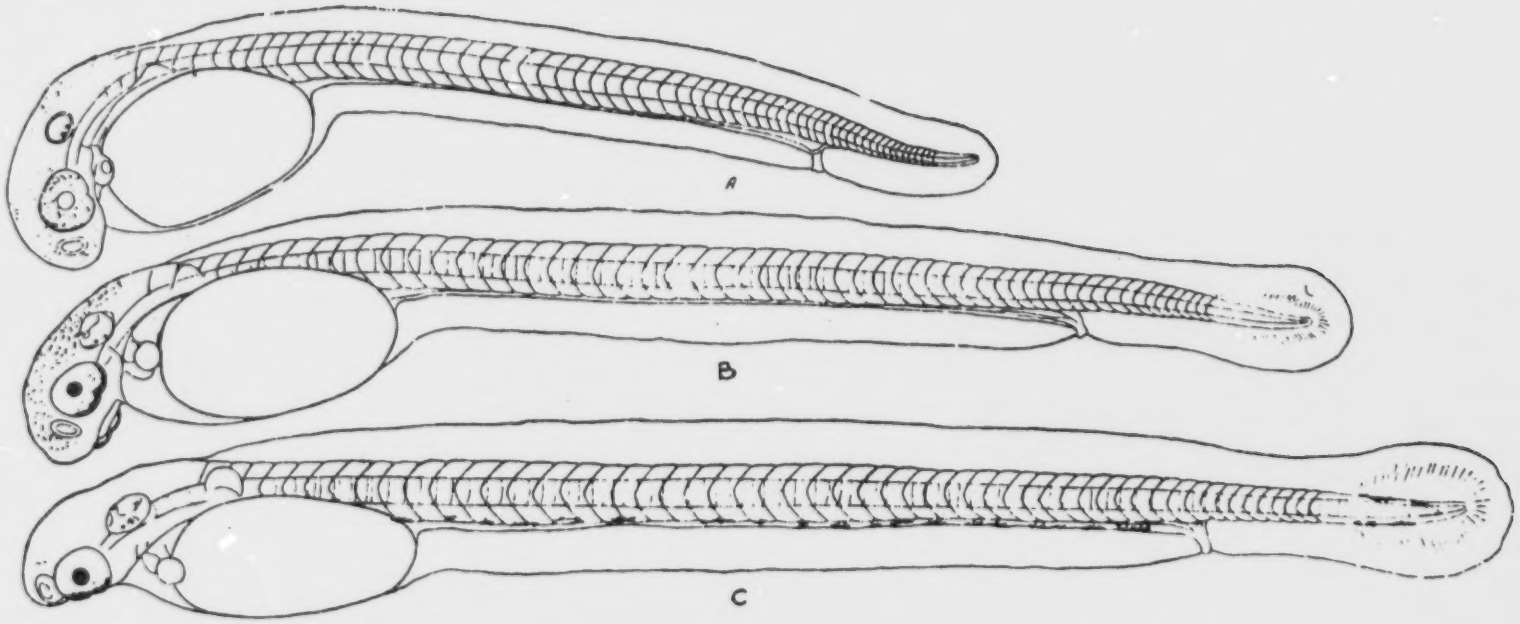

Figure 26 - Développement du hareng de la Baltique à partir d'oeufs fécondés le 28 mai

A - Longueur 4,92 mm, âge 5 jours 10 heures; apparition de pigment noir dans les yeux (temp. 14 °C).
B - Longueur 6,25 mm, âge 6 jours 9 h 15 min; formation de la machoire inférieure; apparition du pigment jaune et de la guanine dans les yeux (temp. 15,8 °C).
C - Longueur 6,62 mm, âge 7 jours 7 heures, 6 heures avant la sortie de l'enveloppe; la tête est redressée, formation des bandes de pigment le long de l'intestin.

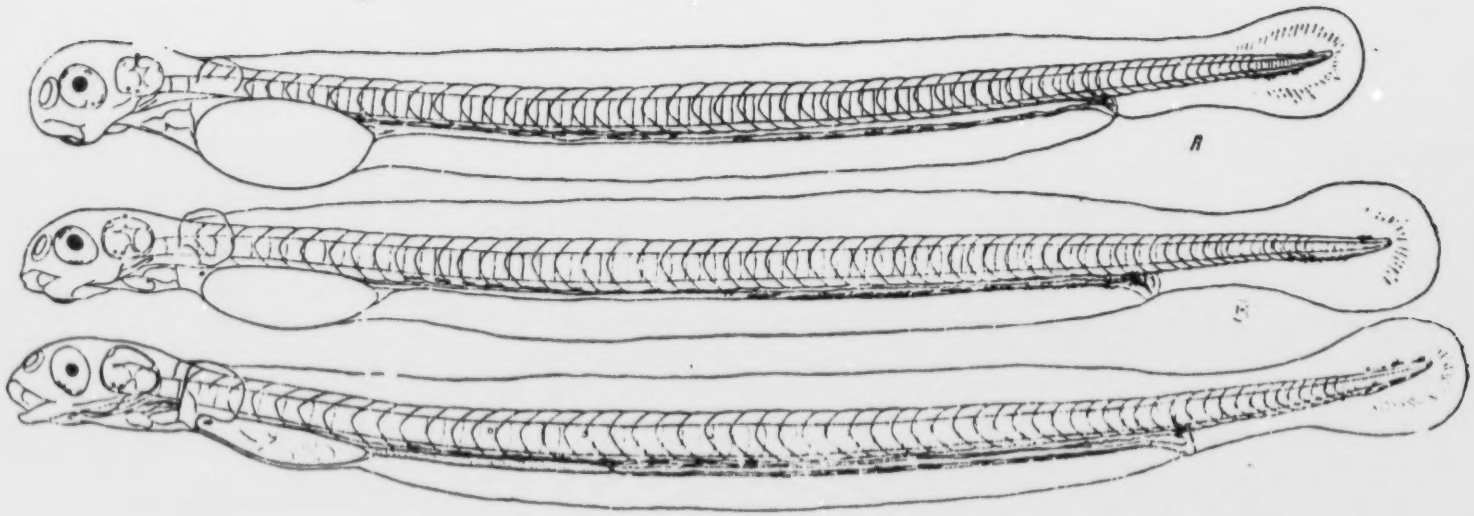

Figure 27 - Développement du hareng de la Baltique à partir d'oeufs fécondés le 28 mai

A - Embryon flottant, longueur 7,48 mm, âge 8 jours (temp. 13,2 °C); formation de la vésicule endolymphatique.
B - Longueur 7,98 mm, âge 9 jours 1 heure (temp. 14,8 °C); rétrécissement du canal endolymphatique.
C - Longueur 8,22 mm, âge 10 jours 1 heure (temp. 15,8 °C); disparition du canal endolymphatique.

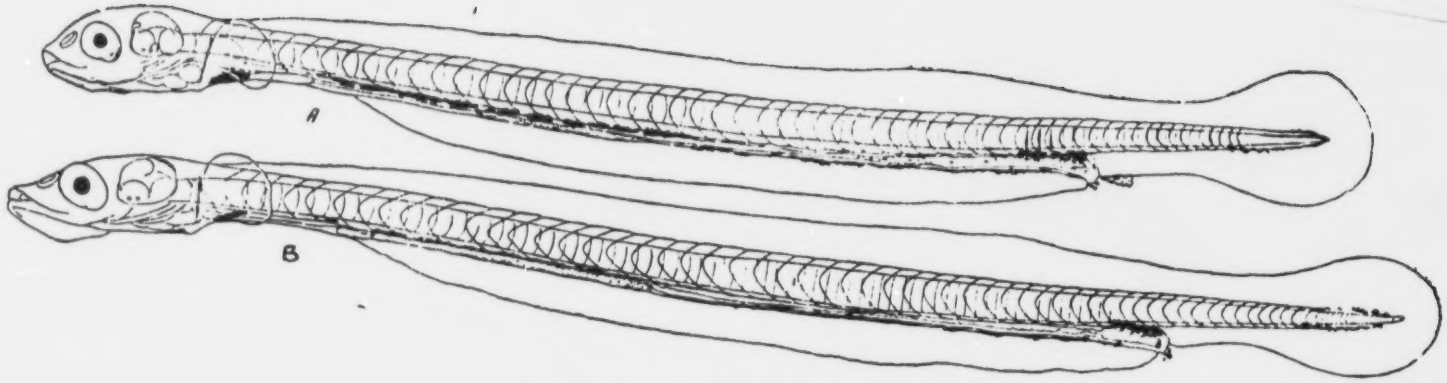

Figure 28 - Développement du hareng de la Baltique à partir d'oeufs fécondés le 28 mai

A - Larve de 7,32 mm de longueur, âge 11 jours (temp. 19,7 °C); disparition presque complète du sac vitellin; sécrétions de gouttelettes dans l'intestin.
B - Larve de 7,95 mm de longueur; les nageoires pectorales deviennent mobiles, elles frétillent (temp. 18 °C).

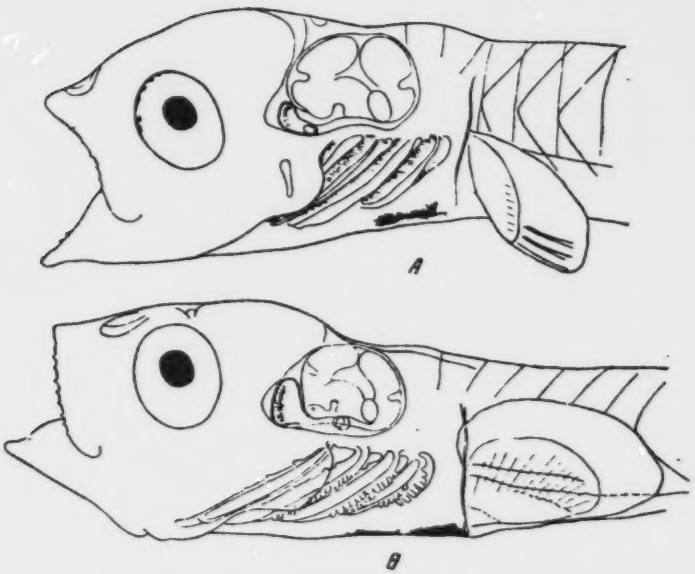

Figure 29 - Développement du hareng de la Baltique

A - Tête d'une larve de 14,5 mm de longueur; les arcs branchiaux sont dépourvus de feuillets; apparition de la vessie natatoire dans les capsules auditives (vessie sans air).

B - Tête d'une larve de 18 mm de longueur; apparition de feuillets branchiaux entre les 2^{e} et 4^{e} arcs; la vessie natatoire est plus grande et elle contient de l'air.

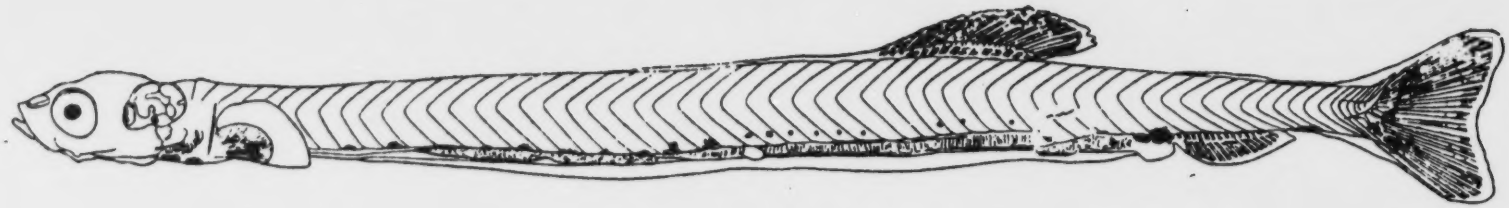

Figure 30 - Larve de hareng de la Baltique, 20,2 mm de longueur; apparition des nageoires ventrales.

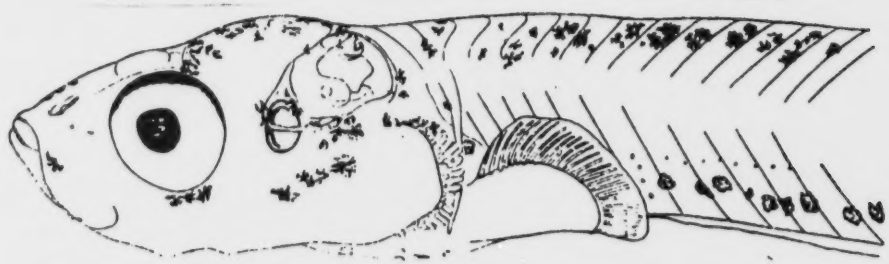

Figure 31 - Tête de larve de hareng de la Baltique, 20 mm de longueur (à noter que la bouche a été un peu déformée pendant la pêche); la vessie natatoire - dans les capsules auditives - est volumineuse; les branchies ressortent encore vers l'extérieur; la palette charnue des nageoires pectorales est très volumineuse. Les otolithes se situent au niveau de l'extrémité supérieure du conduit semi-circulaire arrière.

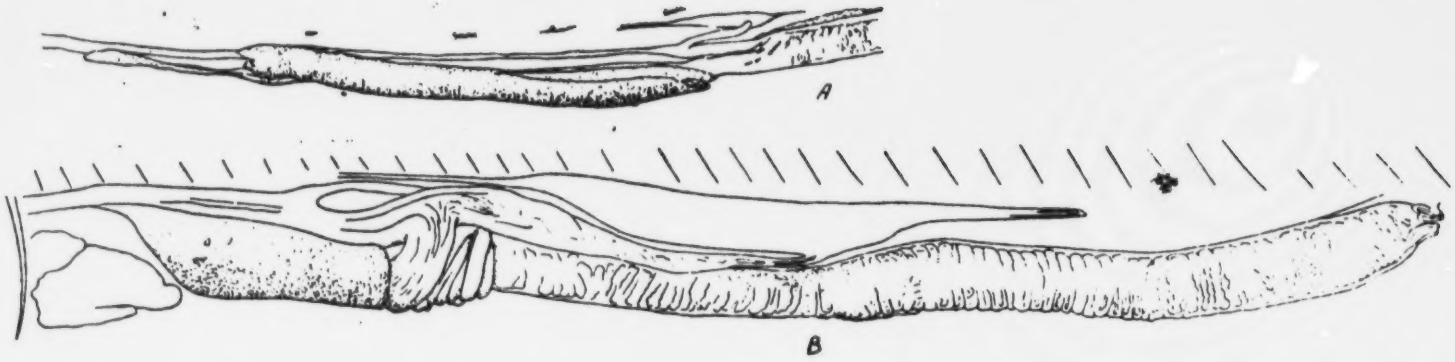

Figure 32 - Développement de l'intestin chez le hareng de la Baltique

A - Secteur avant de l'intestin avec le foie, le germe de l'estomac (canal pneumatique) et la vessie natatoire - larve de 18 mm de longueur.
B - Intestin et vessie natatoire - larve de 32 mm de longueur; l'intestin s'étend sur toute la longueur de celle-ci, de la ceinture scapulaire à l'anus; au-dessus - le long de l'intestin -, nous voyons les extrémités des segments; à l'avant, entre le foie et la ceinture scapulaire, est indiquée la position du coeur.

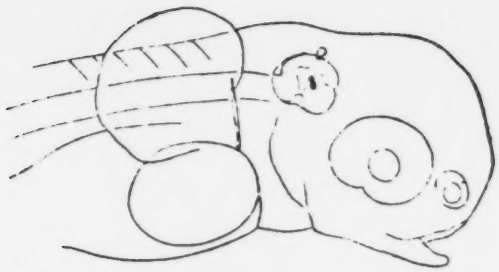

Figure 33 - Canal endolymphatique s'ouvrant sur l'extérieur - embryon d'environ 5 mm de longueur (absence de canal du côté gauche de la tête de l'embryon).

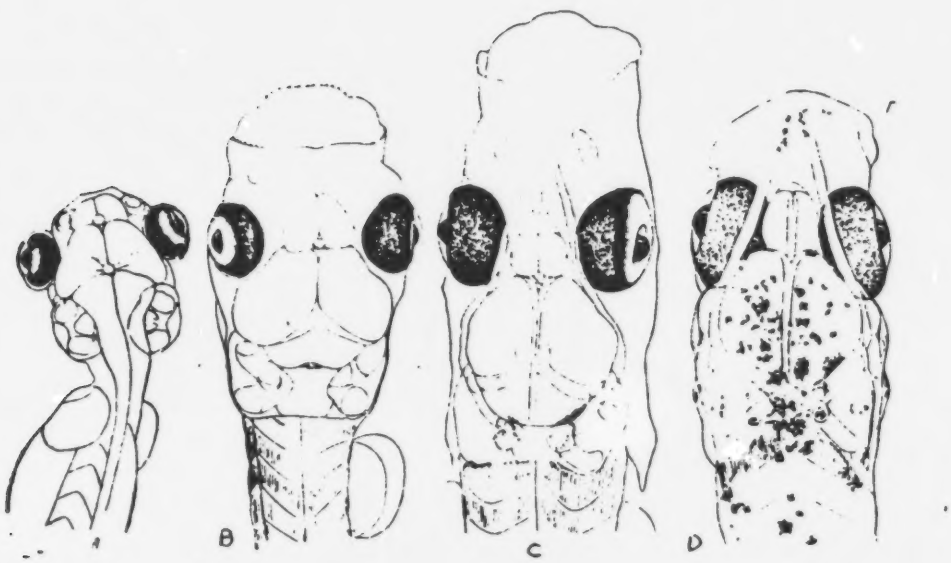

Figure 34 - Développement de l'encéphale chez le hareng de la Baltique

A - Cerveau (vu d'en haut) d'un embryon de 7 mm de longueur.
B - Cerveau d'une larve de 18 mm de longueur.
C - Cerveau d'une larve de 28 mm de longueur; absence de pigment noir dans l'enveloppe du cerveau.
D - Cerveau d'une larve de 29 mm de longueur (la bouche est endommagée à l'avant; les capsules olfactives ne sont pas illustrées).

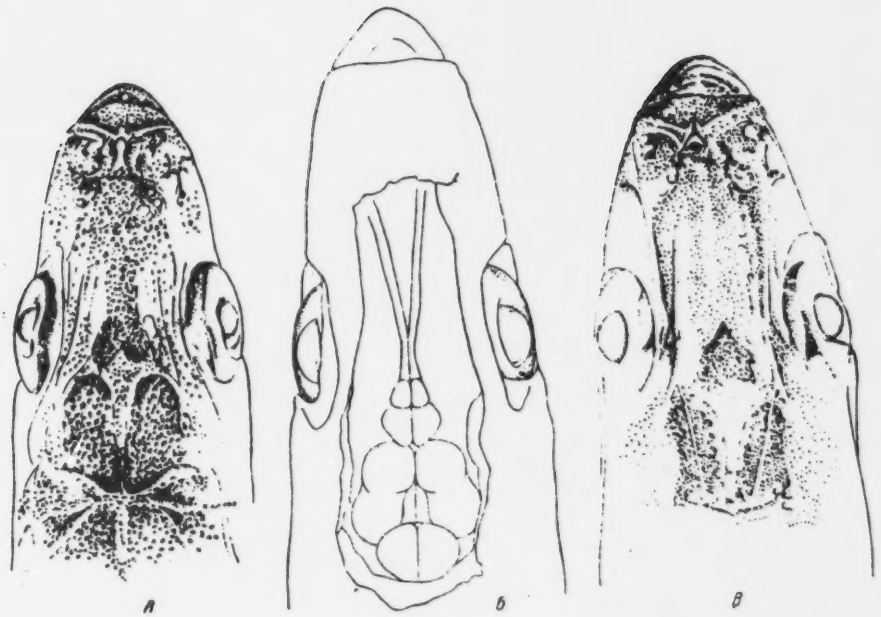

Figure 35 - Développement de l'encéphale chez le hareng de la Baltique

A - Cerveau (vu d'en haut) d'un alevin de 50 mm de longueur; l'enveloppe du cerveau contient du pigment noir qui est visible à travers les os du crâne.
B - Cerveau d'un alevin de 132 mm de longueur; les enveloppes du cerveau sont écartées.
C - Cerveau d'un poisson adulte de 15 cm de longueur, vu d'en haut à travers les os transparents du crâne.

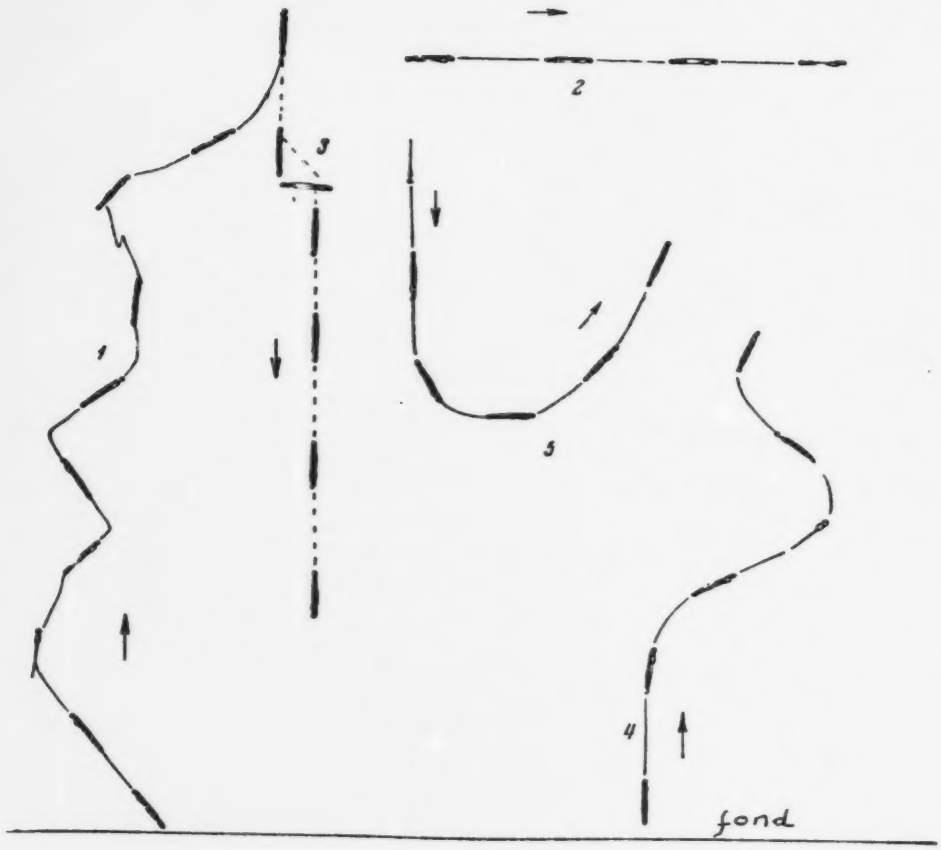

Figure 36 - Mouvements des embryons tournant autour de l'axe de leur corps

Mouvements de l'embryon sorti de l'enveloppe, illustré à la figure 26, A (longueur - 4,9 mm) : élévation en zigzag (1), chute la tête la première. Mouvements de l'embryon sorti de l'enveloppe illustré à la figure 26, C : 2 - à l'horizontale; 3 - à la verticale, la queue vers le bas; 4 - vers le haut en pente; 5 - mouvements vers le haut ou vers le bas en arc de cercle (types VI et VII). L'embryon nage d'ordinaire, mais pas toujours, en tournant autour de l'axe de son corps.

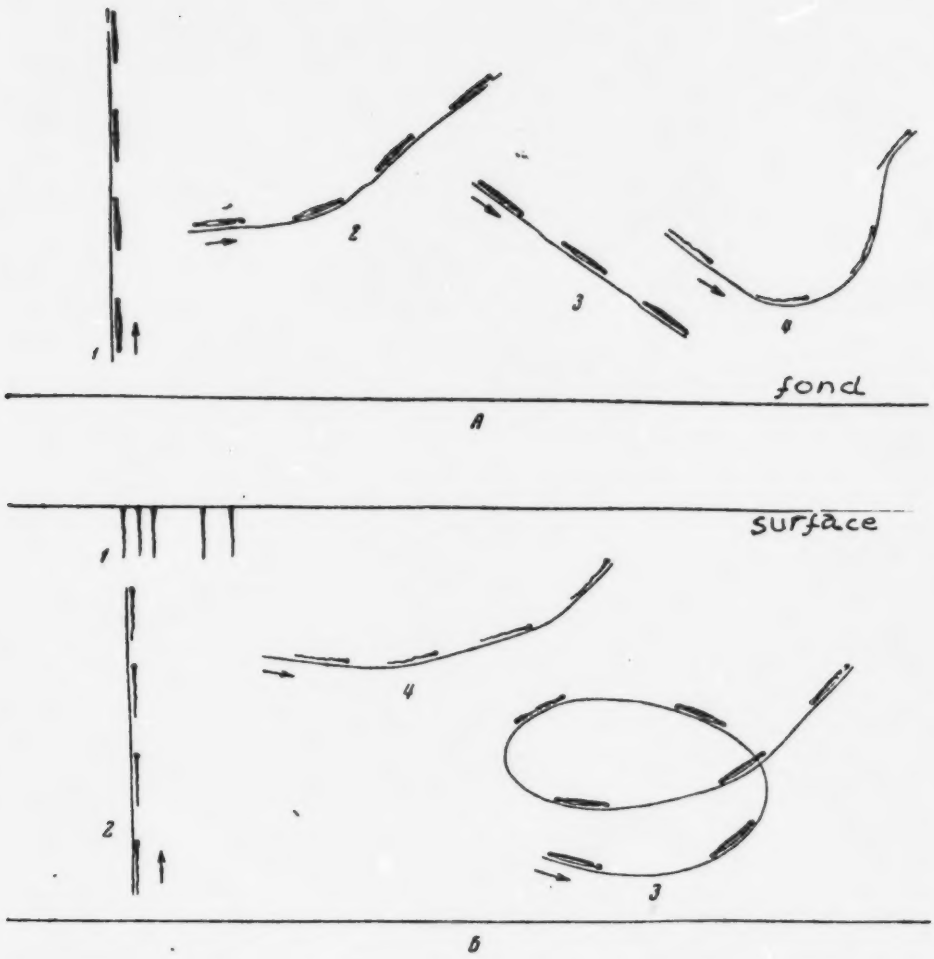

Figure 37 - Nage des embryons qui ne tournent pas autour de l'axe de leur corps

A - Mouvements de l'embryon illustré à la figure 27, B; 1 à 4 : différentes directions de mouvement; les embryons nagent déjà de façon passablement ordonnée (type VIII).

B - Mouvements de l'embryon illustré à la figure 27, C : 1 - les embryons se maintiennent à la surface de l'eau, la tête tournée vers le haut et faisant frétiller la partie arrière du corps; 2 à 4 - différentes directions de mouvement; 4 - l'embryon nage un flanc tourné vers le haut (type IX).

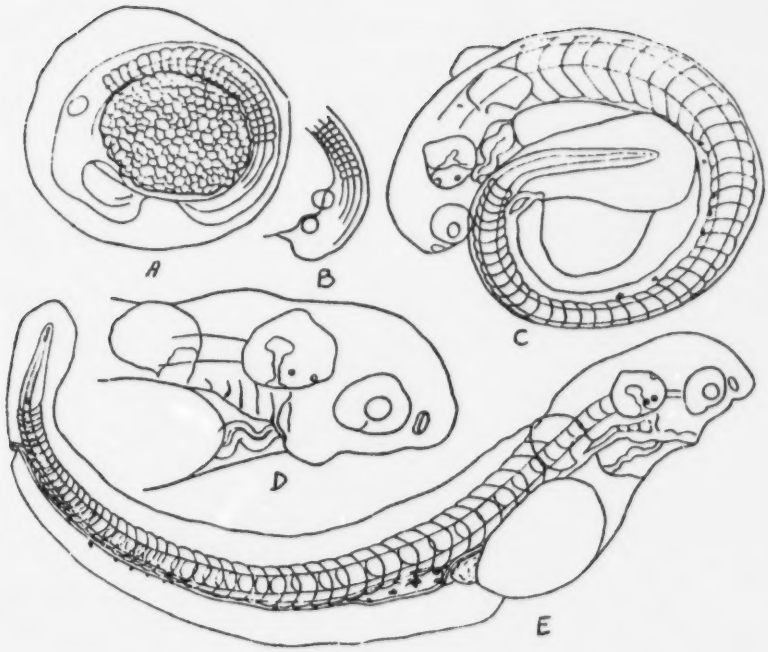

Figure 38 - Développement du hareng de la Baltique dans la mer Blanche (salinité 25 ‰, temp. - environ 19 °C)

A - Embryon à 23 segments, âge 1 jour 4 heures; sac vitellin mamelonné.
B - 2 vésicules de Kupfer, assez volumineuses, chez un embryon plus âgé.
C - Embryon recourbé, éclos; âge - 5 jours.
D - Tête d'un embryon redressé; âge - 5 jours; la capsule auditive est dépourvue de conduits semi-circulaires, saillie à la face supérieure, 6 fentes branchiales.
E - Embryon sorti de l'enveloppe et courbé vers le haut; âge - 5 jours; capsule auditive inchangée; intestin élargi à l'avant; les cellules de la corde dorsale sont de différentes tailles. Les embryons illustrés aux dessins A, D et E se sont développés dans une eau peu salée (S = 4 à 5 ‰) jusqu'au stade de fermeture du blastopore.

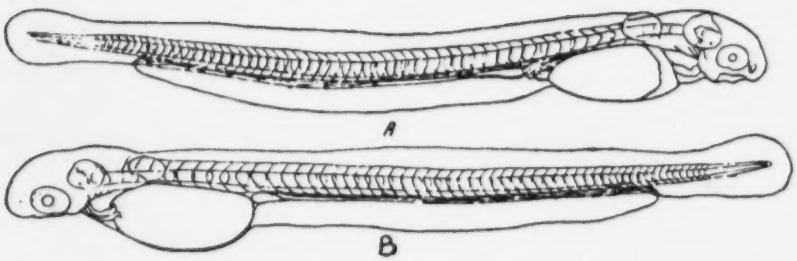

Figure 39 - Développement du hareng de la Baltique dans la mer Blanche

A - Embryon redressé, éclos; longueur de 5,45 mm, âge - 5 jours; intestin élargi derrière le foie; les capsules auditives sont enfoncées sur la face supérieure dans la région du canal endolymphatique.
B - Embryon redressé, parfaitement normal, éclos; âge - 5 jours, longueur de 5,28 mm.

Tableau 11 - Dimensions des oeufs du hareng de la Baltique

1. Диаметр, мм		3. Отношение диаметров оболочки и желточного мешка (относительный объем перивителлиновой полости)	2. Высота, мм		8. Отношение высоты бластодиска и высоте желточного мешка (относительное количество плазмы)
5. оболочки	4. желточного мешка		6. плазменного бугорка или бластодиска	7. желточного мешка	
1,1—1,4	0,70—1,05	1,15—1,55	0,20—0,45	0,5—0,70	0,46—0,90

1. Diamètre en mm
2. Hauteur en mm
3. Enveloppe
4. Sac vitellin
5. Rapport diamètre de l'enveloppe/diamètre du sac vitellin (volume relatif de la cavité périvitelline)
6. Tubercule plasmatique ou blastodisque
7. Sac vitellin
8. Rapport hauteur du blastodisque/hauteur du sac vitellin (quantité relative de plasma)

Tableau 12 – Rythme du développement : du dépôt des oeufs dans l'eau au stade gastrula inclusivement

1. Série
2. Stade de développement
3. Âge à partir de la ponte dans l'eau
4. Température en °C
5. Diamètre en mm
6. Hauteur en mm
7. Enveloppe
8. Sac vitellin
9. Rapport diamètre de l'enveloppe/diamètre du sac vitellin
10. Blastodisque
11. Rapport hauteur du blastodisque/hauteur du sac vitellin
12. Date du dépôt des oeufs dans l'eau
13. Oeufs fécondés ou développement parthénogénétique
14. Renvoi à la figure pertinente
15. Étapes de développement
16. Tubercule plasmatique inexistant
17. Petit tubercule plasmatique
18. Blastomères
19. Début de la division : 2 blastomères
20. Morula à grosses cellules
21. De même
22. Morula, moyenne
23. Morula à petites cellules
24. Blastula
25. Gastrula, moyenne
26. Gastrula tardive
27. Minutes
28. Heures
29. Oeufs fécondés
30. Développement parthénogénétique
31. Divers

Таблица 12

Скорость развития от момента откладки яйца в воду до гаструлы включительно.

1. Серия	2. Стадия развития	3. Возраст от момента откладки в воду	4. Температура, °	5. Диаметр, мм: горизонтальный (7)	вертикальный (8)	9. Отношение диаметров оболочки и желточного мешка	6. Высота, мм: бластодиска (10)	желточного мешка (9)	11. Отношение высоты бластодиска к высоте желточного мешка	12. Дата откладки яйца в воду	13. Оплодотворенная или партеногенетическое развитие	14. Рисунок	15. Этапы развития
16.		27.											
I	Плазменного бугорка нет	34 мин.	17	1,12	0,95	1,17	0,05	0,90	0,05			20. A	I
	Плазменный бугорок не большой 17	1 ч. 45 м.	17	1,20	1	1,20	0,15	0,83	0,18	29.VI	29.	21. B	»
	2 бластомера 18.	2 » 5 »	17	1,20	1	1,20	0,45	0,5	0,90			21. C	II
	2 »	3 » 20 »	17	—	—	—	—	—	—		Оплодотворенная	—	»
II	Начало дробления	1 час.	15	1,25	0,82	1,50	0,30	0,65	0,46	2.VI		21. D	»
	2 бластомера 19	1 ч. 25 м.	15	1,30	0,90	1,44	0,20	0,70	0,28			21. E	»
	4 »	2 » 40 »	17	—	—	—	—	—	—			—	»
	8 бластомеров 18.	2 » 45 »	17	—	—	—	—	—	—	29.VI		—	»
	32 бластомера 18.	4 часа 18.	14	—	—	—	—	—	—	7.VII		—	»
31.	Морула крупноклеточная 20	5 час. 27.	22	1,20	0,85	1,41	0,32	0,65	0,49	29.VI	30	—	»
	То же 21.	5 »	19,5	1,10	0,82	1,34	0,35	0,60	0,58	22.VI	Партеногенетическое	—	»
Разные	Морула средняя 22.	10 »	19	1,20	0,85	1,41	0,33	0,60	0,55	12.VI		—	»
	» мелкоклеточная 23.	8 ч. 20 м. 18.	17	1,15	0,9	1,27	0,27	0,62	0,43	29.VI	Оплодотворенная 29.	21. F	»
	То же 21	8 час.	17—19	1,25	0,9	1,38	0,38	0,55	0,69	21.VI		—	»
	Бластула 24	13 »	17—19	—	0,80	—	0,45 (0,15)	0,8	—	21.VI	30. Партеногенетическое	—	III
	»	12 ч. 20 м.	21	1,20	0,75	1,60	0,5 (0,12)	0,75	—	19.VI		—	»
	»	13 » 10 »	19	1,15	0,72	1,59	0,4 (0,08)	0,68	—	21.VI		—	»
	»	12 30	23	1,20	0,72	1,68	0,4 (0,5)	0,75	—	30.VI	Оплодотворенная 29.	23. A	IV
	Гаструла средняя 25.	14 » 45 »	23	—	—	—	—	—	—	30.VI		23. B	»
	» поздняя 26.	25 » 45 »	11—15	—	—	—	—	—	—	1.VI		23. C	»

Tableau 13 - Rythme du développement relevé chez différentes séries d'oeufs : de la fin de la gastrula jusqu'à la formation de 45 segments

Date	Stade de développement	Âge	Temp. en °C	Figure
5.07	Gastrula avant la fermeture du blastopore	24 h	14	23, D
7.07	Fermeture des lèvres du blastopore	24 h	"	23, E
"	Début de la segmentation - 3 segments	25 h 30 min	"	23, F
"	6 segments, apparition de la vésicule de Kupfer, germes des yeux	29 h	"	23, G
"	9 segments	31 h	"	23, H
"	18 segments, germes des placodes auditives	33 h	"	23, I
"	24 segments, germe du cristallin; cavité dans les vésicules auditives	36 h	"	23, J
"	27 segments, apparition du bourgeon de la queue, étirement de la vésicule de Kupfer	38 h	"	23, K
"	Division en deux de la vésicule de Kupfer	38 h 30 min	"	23, L
"	Séparation des deux vésicules de Kupfer	38 h 33 min	"	23, M
"	Disparition des deux vésicules de Kupfer	38 h 41 min	"	-
"	45 segments, séparation du tronc du sac vitellin jusqu'au 18e segment	51 h	17	25, F
1.06	26 segments, apparition du bourgeon de la queue, déplacement de la vésicule de Kupfer	48 h 30 min	11,5	24, A
"	30 segments, début de la division de la vésicule de Kupfer	50 h 10 min	15,8	24, B
"	30 segments, fin de la division en deux de la vésicule de Kupfer	50 h 30 min	"	24, C
"	32 segments, rétrécissement de la vésicule de Kupfer arrière	50 h 20 min	"	24, E
"	33 segments, disparition de la vésicule de Kupfer arrière	50 h 35 min	"	24, F
"	34 segments, disparition de la vésicule de Kupfer avant	52 h 15 min	"	24, G

Tableau 14 - Processus de division et de disparition de la vésicule de Kupfer par rapport au processus de segmentation - durée

1. Серия эмбрионов	2. Длительность процесса	3. Температура, °C	4. Число сегментов у эмбриона		7. Купферов пузырек перед исчезновением
			5. в начале процесса	6. в конце процесса	
8.VII	41 мин	14	27	28	Делится 8
» 3.VI	2 ч. 05 мин	15,8	30	34	»
» 31.V	2 ч.	11	30	31	Не делится 9.

1. Série d'embryons
2. Durée du processus
3. Température, en °C
4. Nombre de segments
5. Au début du processus
6. À la fin du processus
7. Vésicule de Kupfer avant sa disparition
8. Se divise
9. Ne se divise pas

Tableau 15 - Durée du processus par lequel la partie arrière du tronc se sépare du sac vitellin

1. Серия эмбрионов	2. Температура, °С	3. Исходный возраст	4. За сколько времени туловище отделилось				8. Рисунок
			5. до 18-го сегмента	6. возраст зародыша	7. до 11-го сегмента	6. возраст зародыша	
От 7.VII	16	38 ч. 41 м.	12 ч. 19 м.	2 сут. 3 часа	—	—	25. F
» 28.V	11	3 сут. 11 ч.	13 час.	4 сут.	23 часа	4 сут. 10 час.	25. G

1. Série d'embryons
2. Température, en °C
3. Âge au départ
4. Durée de la séparation du tronc
5. Jusqu'au 18e segment
6. Âge de l'embryon
7. Jusqu'au 11e segment
8. Figure

Tableau 16 - Rythme du développement : du stade d'embryon à 21 segments jusqu'à la fin de la période embryonnaire (oeufs fécondés le 28 mai à 6 heures du matin, étapes V à VIII de la période embryonnaire, étape I de la période larvaire)

Dessin	Âge	Temp. en °C	Stade de développement	Pouls	Type de comportement	Long. en mm	Étape de développement
25, A	3 jours 20 min	10,9	21 segments, germes du cristallin et des placodes auditives; la vésicule de Kupfer est très grande.	-	I. Immobile		V
25, B	3 jours 4 h	10,9	30 segments, apparition du bourgeon de la queue, rétrécissement de la vésicule de Kupfer; formation de secteurs de l'encéphale et des encéphalomères.	-	"		V
25, C	3 jours 6 h	11	31 segments, disparition de la vésicule de Kupfer.	-	"		V
25, D	3 j. 9 h 20 min	16	35 segments, allongement de la partie arrière du sac vitellin.	-	"		V
25, E	3 j. 11 h 35 min	10,5	45 segments, début de la séparation de l'extrémité arrière du tronc du sac vitellin.	-	II. Se courbe de temps en temps		VI
-	4 jours	10	45 segments, extrémité arrière séparée jusqu'au 18e segment.	60	III. Se courbe		VI
25, G	4 j. 10 h	11,5	59 segm., dont 13 dans la queue. La séparation du tronc du sac vitellin se termine.	75	VI. Se retourne	3,66	VI
26, A	5 j. 10 h	15,5	16 segments dans la queue. Pigment noir dans les yeux, germes de nageoires pectorales.	84	V. Nage vers le haut et retombe au fond	4,92	VII

Tableau 16 (suite)

Dessin	Âge	Temp. en °C	Stade de développement	Pouls	Type de comportement	Long. en mm	Étape de développement
26, B	6 j 9 h 20 min	15,8	Machoire inférieure. Pigment jaune et guanine dans les yeux; début de formation des conduits semi-circulaires.	120	VI. Nage, tourne.	6,25	VII
26, C	7 j 7 h	14,1	Redressement de la tête et de la machoire inférieure. Bande pigmentaire le long de l'intestion; éclosion.	-	VII. Nage, parfois ne tourne pas; réponse positive à la lumière	6,62	VII
27, A	8 jours	13,2	Bouche en avant et en bas. Capsules auditives plus grandes, avec conduit semi-circulaires et canal endolymphatique; nageoires pectorales en position oblique.	-	VIII. Nage, ne tourne plus; réponse positive nette à la lumière	7,48	VIII
27, B	9 j 1 h	14,8	La bouche est presque ressortie; canal endolymphatique plus petit, nageoires pectorales plus grandes et facilitant la nage.	-	VIII. Nage calmement; même réponse à la lumière	7,98	VIII
27, C	10 j 1 h	15,8	La bouche prend sa forme définitive. Le canal endolymphatique disparaît; le sac vitellin est petit et allongé.	-	IX. Nage dans diverses positions, parfois un flanc vers le haut, se maintient à la surface.	8,82	VIII
28, A	11 jours	19,7	Machoire inférieure au même niveau que la machoire supérieure; nageoires pectorales assez grandes, mouvements péristaltiques dans l'intestin et sécrétion sous forme de gouttes; le vitellus a presque disparu; passage à la période de vie larvaire.	-	IX. Nage souvent un flanc vers le haut	7,32	I. larvaire
28, B	14 j 4 h	18	Nageoires pectorales frétillantes pendant la nage; plus de vitellus.	-	"	7,95	I. larvaire

Tableau 17 - Modification de la longueur de l'intestin, de l'estomac et du foie, et position de ces organes par rapport aux segments

1. Рисунок	2. Длина личинок, мм	3. Длина отделов кишечника (в числе сегментов)		4. Сегментальное положение печени		Длина печени (в числе сегментов)	5. Сегмент, под которым расположен конец желудка		6. Длина желудка (в числе сегментов)
		передняя	задняя	передний сегмент	задний сегмент		передний	задний	
		7.	8.	9.	10.				
25, *Ж*	3,6	—	—	8-й	8-й	1	—	—	—
27, *А*	7,38	—	—	9-й	16-й	8	—	—	—
27, *Б*	8,22	—	—	9-й	17-й	9	—	—	—
28, *А*	7,32	—	25	13-й	20-й	8	—	—	—
32, *А*	18,35	18	25	8-й	20-й	13	—	—	—
30	20,0	18	25	11-й	20-й	10	20-й	22-й	3
—	29,0	13	30	6-й	15-й	10	—	—	—
32, *Б*	32,0	9	31	6-й	11-й	6	11-й	23-й	13

1. Figure
2. Longueur de la larve, en mm
3. Longueur des secteurs de l'intestin (nombre de segments)
4. Position du foie par rapport aux segments
5. Segment sous lequel se trouve l'extrémité de l'estomac
6. Longueur de l'estomac (nombre de segments)
7. Avant
8. Arrière
9. Segment avant
10. Segment arrière

Tableau 18 – Croissance absolue et croissance relative des yeux, des capsules auditives, de la tête et d'autres organes*

1. Figure
2. Âge
3. Longueur du corps, en mm
4. Diamètre longitudinal de l'oeil
5. Diamètre de la vésicule auditive
6. Distance entre les yeux et la vésicule auditive
7. Longueur de la bouche
8. Longueur de la tête
9. Largeur de 5 myotomes, en mm
10. Longueur du tronc, en mm
11. Longueur de la queue, en mm
12. Type de comportement
13. En mm
14. Myotomes
15. Observations
16. Pigment noir dans les yeux
17. Éclosion
18. Sans le sac vitellin
19. À jeûne
20. Présence d'air dans la vésicule auditive
21. Apparition des branchies
22. Passage à la période d'alevin
23. Poisson adulte

---

* La longueur relative est exprimée en nombre de myotomes du tronc qui correspondent à la longueur absolue. Entre parenthèses sont indiqués : 1) la longueur du corps sans la nageoire caudale; 2) le diamètre vertical (le plus petit) de l'oeil; 3) la longueur de la queue, y compris la nageoire caudale. La ligne horizontale permet de faire la distinction entre les périodes de développement à l'intérieur de l'enveloppe et les périodes qui suivent l'éclosion. Nous avons souligné les moments critiques de la croissance.

Абсолютный и относительный рост глаз, слуховых пузырьков, головы и других органов*

Таблица 18

1. Рисунок	2. Возраст	3. Длина тела, мм	4. Продольный диаметр глаза: 13. мм	14. миотомы	5. Диаметр слухового пузырька: 13. мм	14. миотомы	6. Расстояние между глазом и слуховым пузырьком: 13. мм	14. миотомы	7. Длина рыла: 13. мм	14. миотомы	8. Длина головы: 13. мм	14. миотомы	9. Ширина 5 миотомов, мм	10. Длина хвостового плавника, мм	11. Длина хвоста, мм	12. Тип пигментации	15. Примечания
23, *Ж*	1 сут. 5 час.	2,0	0,25	4,6	—	—	—	—	0,07	—	—	—	0,27	1,1	—	I	—
23, *И*	1 » 9 »	2,65	0,22	4,4	0,10	2	0,25	5,0	0,05	1	0,02	12,5	0,25	1,97	—	I	—
25, *Л*	3 » 11 »	2,79	0,21	3,5	0,11	1,8	0,22	3,5	0,09	1,5	0,04	10,6	0,30	2,15	—	II	—
25, *Ж*	4 » 10	3,66	0,22	3,1	0,10	1,4	0,12	1,7	0,12	1,7	0,50	8,0	0,35	2,65	0,45	IV	16. —
26, *Л*	5 » 10 »	4,92	0,25	3,1	0,15	1,9	0,12	1,5	0,12	1,5	0,67	8,4	0,40	3,45	0,8	V	—
26, *Б*	6 » 9 »	6,25	0,26 (0,30)	2,8	0,20	2,9	0,05	0,5	0,22	2,2	0,75	7,5	0,50	4,30	1,2	VI	Черный пигмент в глазах —
26, *В*	7 » 7 »	6,62	0,25	2,5	0,22	2,2	0,10	1,0	0,10	1	0,07	6,7	0,50	4,65	1,35	VII	Вылупление
27, *А*	8 »	7,48	0,25 (0,30)	2,0	0,28	2,5	0,08	0,7	0,20	1,7	0,80	6,5	0,60	5,30	1,4	VIII	*D. endolimphaticus* 17.
27, *Б*	9 »	7,98	0,25	1,9	0,28	2,1	0,05	0,4	0,25	2,1	0,83	6,4	0,65	5,60	1,55	VIII	*D. endolimphaticus*
27, *В*	10	8,22	0,28 (0,29)	2,0	0,32	2,3	0,06	0,4	0,22	1,6	0,82	5,8	0,70	5,80	1,60	IX	—
28, *А*	11 »	7,32	0,20 (0,25)	1,75	0,30	2,3	0,05	0,4	0,20	1,7	0,77	6,4	0,60	5,05	1,50	X	Без желточного мешка 18.
28, *Б*	14 » 4 часа	7,95	0,22 (0,28)	1,7	0,32	2,5	0,05	0,4	0,25	1,9	0,98	6,9	0,65	5,55	1,50	—	Голодает 19.
29, *Б*	?	14,5	0,4	2,2	0,70	3,9	0,20	1,1	0,45	2,5	1,75	9,7	0,90	9,75	2,70 (3,00)	—	Воздух в слуховом пузырьке
29, *В*	?	18 (17)	0,55	2,7	0,87	4,3	0,25	1,2	0,45	2,2	2,10	10,0	1,00	—	—	—	Появились жаберы 20.
30	?	20,1 (19)	0,65	2,3	0,9	3,2	0,4	1,4	0,50	1,75	2,50	8,9	1,40	13,5	3,1 (4,3)	—	21.
31	?	29 (27)	1,35	3,5	1,6	4,1	0,4	1,0	1,1	2,8	4,4	11,3	1,95	—	—	—	—
35, *А*	?	40 (36)	2,4	4,8	—	—	—	—	3,1	6,2	8,2	16,4	2,5	—	—	—	Переход в мальковый период 22.
—	—	183 (158)	9,0	5,3	10,0	5,9	—	—	10,0	5,9	20,0	17,0	8,5	84	45 (60—70)	—	Взрослая рыба 23.

* Относительная длина органов выражена в числе миотомов туловища, соответствующих их абсолютной длине. В скобках указана: 1) длина тела без хвостового плавника (*1*), 2) вертикальный — меньший — диаметр глаза; 3) длина хвоста вместе с хвостовым плавником. Горизонтальной линией разделены периоды развития внутри оболочки и после выхода из нее. Подчеркнуты переломные моменты роста.

Tableau 19 – Modifications au niveau des proportions de l'encéphale

Возрастные изменения пропорций головного мозга

1. Рисунок	2. Длина рыбы, мм	3. Передний и средний мозг вместе, мм: длина	3. ширина	3. отношение длины к ширине	4. Передний мозг, мм: длина	4. ширина	4. отношение длины к ширине	5. Средний мозг, мм: длина	5. ширина	5. отношение длины к ширине	6. Мозжечок, мм: длина	6. ширина	6. отношение длины к ширине	7. Отношение переднего мозга к среднему: по длине	7. по ширине	8. Относительная (в числе сегментов): длина мозга	8. ширина мозга
		9. длина	10. ширина	11. отношение длины к ширине	9. длина	10. ширина	11. отношение длины к ширине	9. длина	10. ширина	11. отношение длины к ширине	9. длина	10. ширина	11. отношение длины к ширине	12. по длине	12. по ширине	13. длина мозга	13. ширина мозга
34, *A*	7	0,38	0,49	0,7	0,13	0,25	0,5	0,25	0,49	0,5	?	0,35	?	0,5	0,5	3	4,2
34, *Б*	18	1,15	1,12	1,0	0,4	0,52	0,7	0,7	1,12	0,58	0,3	0,7	0,4	0,6	0,4	6	5,5
34, *В*	28	1,8	1,7	1,0	0,7 (0,2)	0,6	1,1	1,1	1,7	0,6	0,35	1,15	0,4	0,6	0,3	6	5,6
34, *Г*	29	2,1	1,6	1,3	0,8 (0,1)	0,6	1,3	1,3	1,6	0,8	0,6	1,0	0,6	0,5	0,3	5,3	4,25
35, *А*	38	3,3	2,4	1,3	1,3 (0,2)	0,9	1,4	2,0	2,4	0,8	1,0	1,5	0,6	0,6	0,3	6,6	4,8
35, *В*	150	6,4	5	1,28	2,4 (1)	2,35	1,0	4	5	0,8	2,3	2,75	0,8	0,6	0,47	6,5	5

Примечание. Длина переднего мозга учтена вместе с обонятельными долями. В скобках указана длина выдающейся вперед части обонятельной доли.

1. Figure
2. Longueur du poisson, en mm
3. Cerveaux antérieur et moyen (ensemble), en mm
4. Cerveau antérieur, en mm
5. Cerveau moyen, en mm
6. Cervelet, en mm
7. Rapport cerveau antérieur/cerveau moyen
8. Longueur relative (par rapport au nombre de segments)
9. Longueur
10. Largeur
11. Rapport longueur/largeur
12. Longueur du cerveau
13. Largeur du cerveau

NOTA : La longueur du cerveau antérieur comprend celle des bulbes olfactifs. Nous avons indiqué entre parenthèses la longueur de la partie qui dépasse par en avant les bulbes olfactifs.

Tableau 20 - Développement du comportement chez le hareng de la Baltique

Âge	Temp. en °C	Stade de développement	Pouls	Type de comportement
3 j 11 h	10	37 segments, dont 35 liés au sac vitellin.	-	II. Convulsions périodiques.
2 j 3 h	17	45 segments, dont 18 liés au sac vitellin; le tronc est encore recourbé.	60	III. Courbures périodiques de l'extrémité libre du tronc, l'embryon bouge.
4 j 10 h	11,5	Long. 3,8 mm. Séparation du tronc, 11 segments liés au sac vitellin, tronc redressé.	75	IV. Se retourne à l'intérieur de l'enveloppe, mais ne peut nager.
5 j 10 h	14,8	Long. 4,92 mm, segmentation terminée.	96	V. Se retourne à l'intérieur. Sorti de l'enveloppe, il nage parfois vers le haut mais ne peut quitter le fond.
6 j 9 h	15,8	Long. 6,25 mm. La tête est en partie redressée. Pigment dans les yeux.	120	VI. Il nage, tourne autour de son corps, se repose rarement au fond.
7 j 7 h	14,1	Long. 6,62 mm. Tête redressée. Éclosion.	-	VII. Parfois ne tourne pas en nageant. Ne se repose pas au fond; se tient en haut.
8 j	13,2	Long. 7,4 mm. Formation des conduits semi-circulaires et du canal endolymphatique.	-	VIII. Ne tourne pas en nageant; ne se repose pas au fond; se tient à des profondeurs variées.
9 j 1 h	14,8	Long. 7,98 mm. Les nageoires pectorales ont beaucoup grandi.	-	VIII. Nage de façon ordonnée dans diverses directions (dans les couches supérieures).
10 j 1 h	15,8	Long. 8,22 mm. Les nageoires pectorales sont plus grandes, immobiles. Résidu du sac vitellin. Passage à la vie larvaire.	-	Nage variée, parfois un flanc tourné vers le haut.
14 j	18	Long. 7,95 mm. Nageoires pectorales mobiles, elles frétillent.	-	IX. Nage variée, souvent un flanc tourné vers le haut.

денил салаки 7. 10. 11.

1. Длительность периодов, сек.				Отношение между длительностью периодов покоя и подвижного сост.	2. Длительность, сек.		Высота подъема и падения, см	Отношение скорости падения к скорости подъема	12. Реакция на		Рисунок
3. покоя		4. подвижного состояния			8. подъема	9. падении			13. прикосновение	14. свет	
5. абсол.	6. средн.	абсол.	средн.								
									15.	15.	
—	9	—	1	9	—	—	—	—	Безразличная	Безразличная	25, E
—	3,9	—	1	3,9	—	—	—	—	То же	То же	25, F
									16.	16.	
90—120	105	1—8	4,5	23,3	—	—	—	—	»	»	25, G
13—39	26	1—10	5,5	4,3	8	19	7	2,3	»	»	26, A 36
1—2; 7—52	15	2—10	6,5	2,3	5	16	?	3,2	»	»	26, C
									17.	18.	
1—10	5,1	2—4	3,1	1,6	8	30	18	3,7	Отрицательная	Положительная	26, C 36
1—9	5	1—4	2,5	2	?	?	?	?	То же	19. Резко положительная	27, A, B и 37, A
1—4	2,5	1—3	2	1,2	?	?	?	?	»	То же	27, B и 37 A
									16.	16.	
1—4	2,5	2—5	3,5	0,7	?	?	?	?	»	»	27, C · 37, B
?	?	?	?	?	?	?	?	?	»	»	28, B

Tableau 20 (suite)

1. Durée des périodes, en s
2. Durée, en s
3. Repos
4. État de mouvement
5. Absolu
6. Moyenne
7. Rapport durée des périodes de repos/de mouvement
8. Vers le haut
9. Chute
10. Élévation et chute - trajet parcouru en cm
11. Rapport vitesse de chute/vitesse de l'élévation
12. Réponse
13. Au toucher
14. À la lumière
15. Indifférente
16. Idem.
17. Négative
18. Positive
19. Positive très nette
20. Figure

Tableau 21 – Longueur relative de la queue et de la tête chez le hareng de la mer Noire et le hareng de la Baltique

Относительная длина хвоста и головы у черноморской сельди и у салаки

1. Рыба	2. Длина					3. Сегментальное положение			4. Число позвонков	
	тела, мм 5.	6. хвостового стебля	7. хвостовой пластинки	8. всего хвоста	9. головы	10. анального отверстия	11. спинного плавника	12. брюшного плавника	13. туловища	14. хвоста
	в % от длины туловища 15									
Caspialosa pontica	410	62,2	32	94,2	37,7	36	?	?	?	?
Clupea harengus membras	183	53,5	29,7	83,2	34,5	42	22	22–23	42	17

1. Espèce
2. Longueur
3. Position des segments
4. Nombre de vertèbres
5. Corps, en mm
6. Tronc – partie caudale
7. Nageoire caudale
8. Toute la queue
9. Tête
10. Anus
11. Nageoire dorsale
12. Nageoire ventrale
13. Tronc
14. Queue
15. % en longueur du tronc